

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ D'AIX-MARSEILLE III

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Françoise SERRE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DENDROCLIMATOLOGIQUE DU
PIN D'ALEP (*Pinus halepensis* MILL.)

soutenue le 8 octobre 1973 devant la Commission d'Examen

M. A. PONS

Président

M. H.C. FRITTS

M. G. LEMÉE

M. H.B. LÜCK

M. P. NEVILLE

} Examineurs



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549012_0021

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ D'AIX-MARSEILLE III

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Françoise SERRE

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DENDROCLIMATOLOGIQUE DU
PIN D'ALEP (*Pinus halepensis* MILL.)**

soutenue le 8 octobre 1973 devant la Commission d'Examen

M. A. PONS

Président

M. H.C. FRITTS

M. G. LEMÉE

M. H.B. LÜCK

M. P. NEVILLE

} Examineurs

S O M M A I R E

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION	1
--------------------	---

CHAPITRE I : FORMATION DU CERNE LIGNEUX ET CLIMAT

I. ANALYSE DE LA FORMATION DU CERNE AU COURS DE L'ANNEE	5
A. Le cerne ligneux	5
B. Méthodes et techniques d'étude	6
1. Historique	6
2. Méthodes et techniques utilisées	9
3. Expression des données	16
C. Analyse de l'activité cambiale	23
1. Activité cambiale des arbres jeunes	23
a. Année 1969	23
α . L'activité cambiale sur l'ensemble des arbres ...	23
β . L'activité cambiale sur chacune des orienta- tions N, ESE, WSW	26
b. Année 1970	28
α . L'activité cambiale sur l'ensemble des arbres ...	28
β . L'activité cambiale sur chacune des orienta- tions N, ESE, WSW	31
c. Année 1971	32
α . L'activité cambiale sur l'ensemble des arbres ...	32
β . L'activité cambiale sur chacune des orienta- tions N, ESE, WSW	35
d. Comparaison de l'activité cambiale des arbres jeunes au cours des années 1969, 1970 et 1971	36
α . Rôle des facteurs "arbre" et "orientation"	36
β . Rôle du facteur "année"	37
1°) Comparaison de l'activité cambiale des trois années sur l'ensemble des prélèvements	38
2°) Comparaison de l'activité cambiale des trois années sur chacune des orientations	44
2. Activité cambiale des arbres vieux	51
a. Année 1969	51
b. Année 1970	58
c. Année 1971	64

d. Comparaison de l'activité cambiale des arbres vieux au cours des années 1969, 1970 et 1971	70
. Rôle du facteur "arbre"	70
. Rôle du facteur "année"	70
3. Comparaison des arbres jeunes et vieux	86
II. LE CLIMAT DES ANNEES 1969, 1970 ET 1971	88
A. Les pluies	88
B. Les températures	90
C. Caractérisation du climat des trois années	90
III. RELATIONS CERNE LIGNEUX - CLIMAT ANNUEL	93
A. Relations générales	93
B. Mise en place du cerne ligneux et conditions météoro- logiques	94
1. La réactivation de la zone cambiale	94
2. Les accélérations moyennes maximums.....	96
3. Les périodes d'activité cambiale importante	98
4. Les ralentissements et les arrêts	100
5. Les reprises de l'activité cambiale	103
6. L'arrêt de l'activité cambiale	106
7. Réactions propres des arbres vieux et des arbres jeunes	108
C. Conclusions	109

CHAPITRE II : ALLONGEMENT DES POUSSES, DES AIGUILLES ET CLIMAT

I. ANALYSE DE L'ALLONGEMENT DES POUSSES AU COURS DE L'ANNEE	113
A. Structure, modalités d'allongement et morphologie des pousses de Pin	113
B. Origine des données.....	115
C. Utilisation des données.....	118
1. Traitement des données	118
2. Expression des données	119
D. Analyse de l'allongement des pousses	123
1. Année 1969	123
a. Caractéristiques générales de la croissance des pousses	123
b. Les pousses polycycliques	128
(Le premier cycle p. 127, le deuxième cycle p. 129, le troisième cycle p. 131, le quatrième cycle p.132)	
2. Année 1970	133
a. Caractéristiques générales de la croissance des pousses	134

b. Les cycles successifs	138
(Le premier cycle p. 137, le deuxième cycle p. 138, le troisième cycle p. 140)	
3. Année 1971	142
a. Caractéristique générale de la croissance des pousses	142
b. Les cycles successifs	145
(le premier cycle p. 145, le deuxième cycle p.145, le troisième cycle p. 146.)	
4. Comparaison du déroulement de la croissance des pousses au cours des années 1969, 1970 et 1971	149
II. VARIATIONS ANNUELLES DES POUSSES ET DES DIFFERENTES ETAPES DE LEUR MISE EN PLACE, LEUR CORRESPONDANCE AVEC LE CLIMAT ..	152
A. Variations annuelles des pousses et climat	152
B. Etapes du déroulement de la croissance en longueur des pousses et climat	154
1. Croissance des pousses entières	154
a. Début de la croissance active	154
b. Accélération maximum des allongements	155
c. Allongements importants et très importants	156
d. Fin de la croissance active	158
e. Durée de la croissance active	160
f. Dates de mise en place des différents pourcen- tages, durée des périodes qu'ils délimitent	162
g. Intervalle fin croissance active - fin de l'allongement total	163
h. Durée totale des allongements	165
2. Croissance des pousses élémentaires	166
C. Conclusions	167
III. ANALYSE DE L'ALLONGEMENT DES AIGUILLES AU COURS DE L'ANNEE ..	168
A. Matériel technique et méthode	168
B. Traitement des données	169
C. Analyse de l'allongement des aiguilles - Rapports de cet allongement des pousses	170
1. Année 1969	170
a. Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses poly- cycliques.....	170
b. Allongement des aiguilles des pousses de deuxième cycle	171
c. Allongement des aiguilles des pousses de troisiè- me cycle	174
d. Allongement des aiguilles des pousses de quatriè- me cycle	176
e. Résumé	177

2. Année 1970	178
a. Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses polycycliques	178
b. Allongement des aiguilles des pousses de deuxième cycle	180
c. Allongement des aiguilles des pousses de troisième cycle	182
d. Résumé	183
3. Année 1971	184
a. Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses polycycliques	184
b. Allongement des aiguilles des pousses de deuxième cycle	186
c. Allongement des aiguilles des pousses de troisième cycle	187
d. Résumé	188
4. Croissance des aiguilles au cours des trois années	188
IV. CROISSANCE DES AIGUILLES, CROISSANCES DES POUSSES ET CLIMAT	190
A. Longueur des aiguilles et climat	190
B. Déroulement de la croissance des aiguilles et climat	191
1. Aiguille des pousses de premier cycle	191
a. Date de mise en place des 10 %	191
b. Allongements maximums	191
c. Date de mise en place des 90 %	191
2. Aiguille des pousses des cycles d'ordre supérieur au premier	192
a. Début de la croissance	192
b. Allongements importants	193
c. Date de mise en place des 90 %	193
C. Conclusions	193

CHAPITRE III : DENDROCLIMATOLOGIE DU PIN D'ALEP

I. FORMATION DU CERNE ET FACTEURS CLIMATIQUES ANNUELS	195
A. La prédominance du facteur "année"	195
B. Une année de croissance du pin d'Alep	197
1. La croissance de l'arbre jeune	197
2. La croissance de l'arbre vieux	200

C. Les facteurs climatiques de la croissance annuelle	200
1. Les températures	200
2. Les pluies	201
3. Les répercussions des conditions de croissance d'une année sur l'autre	202
D. Conclusion	203
II. FACTEURS CLIMATIQUES DE LA CROISSANCE ANNUELLE ET DENDRO- CLIMATOLOGIE DU PIN D'ALEP	204
A. Recueil des données	205
B. Méthode d'analyse	206
C. Résultats	209
1. Recherche de la signification du facteur 1	209
2. Recherche de la signification du facteur 2	213
3. Recherche de la signification du facteur 3	215
D. Conclusion	215
DISCUSSION	217
RESUME	225
REFERENCES	233
LISTE DES TABLEAUX HORS TEXTE	241
LISTE DES FIGURES HORS TEXTE	243

A V A N T - P R O P O S

La présente étude de la croissance du Pin d'Alep et des rapports de cette croissance avec le climat a été entreprise dans la perspective de recherches dendroclimatologiques en région méditerranéenne.

La dendroclimatologie se définit, selon son étymologie, comme l'étude du climat par les arbres (du grec *δένδρον* : arbre). Science relativement récente (1), elle s'applique, de fait, exclusivement aux cernes ligneux.

Dans les régions tempérées, chez tous les végétaux ligneux pérennes et donc chez tous les arbres, chaque année se forme une couche de bois définie, concentrique aux couches précédemment formées, appelée cerne, anneau ligneux ou anneau de croissance. Par son caractère annuel, le cerne est un élément *dateur*. Mais tout en étant semblable à ses voisins par sa structure, le cerne s'en distingue, entre autres caractères, par son épaisseur dont les variations sont, en partie au moins, liées aux variations annuelles du climat (variations des pluies et des températures essentiellement). Le cerne *dateur* est donc aussi *marqueur*.

(1) Bien qu'il faille remonter jusqu'à Théophraste, trois siècles avant J.C., pour trouver la première référence aux cernes ligneux (*in* STUDHALTER, GLOCK, AGERTER, 1963), à Léonard de Vinci pour trouver la première mise en relation de l'épaisseur des cernes avec l'humidité annuelle (*in* GLOCK, 1941) et que les quatre siècles derniers soient jalonnés d'allusions ou d'écrits sur ce thème, la dendroclimatologie n'existe en tant que science à part entière que depuis le début du XXème siècle et ce, grâce aux travaux de l'astronome américain A.E. DOUGLASS. Depuis cette date de nombreux chercheurs aux Etats Unis d'Amérique et dans le monde ont contribué à son plein épanouissement (Bibliographie *in* SERRE, ss presse).

L'objectif de la dendroclimatologie est la reconstitution du climat des époques passées, historiques et antérieures, sur la base des variations de l'épaisseur des cernes. Elle s'appuie sur l'homogénéité des réponses d'une espèce ligneuse donnée (voire de plusieurs espèces) aux facteurs d'un climat donné, réponse d'autant mieux marquée que ce climat lui-même est plus contrasté.

Il est bien évident que pour reconstituer au mieux un climat passé au travers des variations d'épaisseur des cernes, une bonne connaissance de l'impact *actuel* de ce climat (de ses éléments importants, de leur degré d'intervention, de leur moment d'intervention aussi) sur la croissance du cerne d'espèces *actuelles* ligneuses s'impose, et ceci d'autant qu'il n'existe pas à priori un facteur climatique limitant, donc dominant (tel que la pluie dans les régions désertiques ou la température dans les régions septentrionales).

Un cerne étant en quelque sorte la résultante d'un *réseau* d'influences complexes, vouloir rechercher l'influence d'un secteur de ce réseau, en l'occurrence le climat, sur les variations de son épaisseur, implique nécessairement de tenir compte de l'ensemble du réseau dont certains secteurs sont, eux aussi, sous l'influence plus ou moins directe du climat. Cela revient à prendre en considération toute la biologie et toute la physiologie de l'arbre.

Avec des moyens matériels d'investigation réduits, dans un cadre géographique et écologique précis, la présente étude ne veut être qu'une contribution à la recherche de la part que prend (directement ou par l'intermédiaire d'autres manifestations de la croissance) le climat dans les variations de l'épaisseur des cernes, compte tenu de la part que sont susceptibles de prendre, dans ces variations, des facteurs non climatiques tels le facteur idiosyncrasique et le facteur "orientation".

La présente étude a été réalisée dans la région marseillaise. Elle a porté sur le Pin d'Alep. Le Pin d'Alep, *Pinus halepensis* Mill., est un élément constant du paysage méditerranéen français en région calcaire. Parfaitement indigène en Provence, où il a laissé de façon continue des traces depuis l'orée du Quaternaire (PONS, 1969 ; BERNARD,

1972a et b), cet arbre a gagné récemment une partie de son aire actuelle grâce à la dégradation de la végétation par l'homme. Toutes les données historiques (TRIAT, 1969 et ss presse ; PONS & VERNET, 1972), en accord avec les plus récentes conceptions phytosociologiques (LOISEL, 1972), montrent qu'il fait partie de la végétation climacique naturelle de la zone sublittorale où il a été étudié. C'est donc un arbre spontané et bien adapté au milieu qui a été choisi. Il a été choisi préférentiellement aux autres espèces méditerranéennes de la région pour des raisons pratiques, son bois tendre facilitant les prélèvements sur lesquels repose l'essentiel du travail.

L'évaluation aussi précise que possible de l'intervention climatique sur le cerne et sa comparaison avec les caractéristiques bioclimatiques essentielles du climat méditerranéen conditionnent toute utilisation dendroclimatologique de ce Pin dans une région pauvre en vestiges (tels les tourbières) susceptibles de fournir des indications bioclimatiques précises sur le passé récent.

L'étude a été effectuée sur les mêmes arbres pendant trois années consécutives : 1969, 1970, 1971.

Parmi les diverses manifestations de la croissance, la formation du cerne, l'allongement des pousses, l'allongement des aiguilles ont été suivis.

L'étude a été menée à la fois sur des arbres jeunes et sur des arbres vieux, les arbres vieux étant, le plus souvent, seuls utilisés en dendroclimatologie, les arbres jeunes étant seuls à permettre une étude conjointe des cernes, des allongements des pousses de la flèche et des branches hautes, des aiguilles portées par ces pousses.

Bien que l'étude détaillée de l'influence de l'âge sur les variations de l'épaisseur du cerne, entreprise par ailleurs, n'ait pu être achevée, pour des raisons pratiques (1), les arbres retenus pour cette étude l'ont été pour l'analyse finale des variations de l'épaisseur d'une séquence de cernes.

(1) Pour les mêmes raisons, l'étude de l'influence du mode de peuplement (serré ou lâche) sur l'épaisseur des cernes qui était aussi envisagée au départ n'a pas pu être menée à bien.

Certaines manifestations de la croissance n'ont été régulièrement suivies qu'une année sur trois (telle l'allongement des bourgeons) ou suivies au cours des trois années mais non exploitées (telle l'allongement des cônes femelles depuis l'éclosion du bourgeon jusqu'à leur pleine maturité).

En ce qui concerne l'étude de la formation du cerne, tous les raisonnements portent sur *le nombre* de cellules de ce dernier, plus facile à manipuler, et dans un certain sens plus révélateur de l'activité cambiale même, que l'épaisseur représentée par ce nombre de cellules. Il est d'ailleurs démontré qu'une forte corrélation lie ces données l'une à l'autre, ce qui autorise l'option prise et valide les résultats acquis pour les épaisseurs, seules utilisées en dendroclimatologie.

La formation du cerne a été suivie exclusivement sur l'accroissement du nombre de *cellules lignifiées* au cours de la saison de végétation. Comme les cellules en voie d'expansion radiale et de lignification sont en nombre quasi constant au cours de celle-ci (WILSON, 1964), l'initiation et la lignification des cellules du cerne peuvent être considérées comme des phénomènes pratiquement synchrones, quel que soit par ailleurs, pour une cellule donnée, le temps écoulé entre son apparition et sa lignification. La lignification a été préférée à l'accroissement du cerne complet, dont elle est une expression valable à chaque moment, car la délimitation du cerne était plus délicate, à cause des problèmes posés par la zone de division, que celle de la zone des cellules lignifiées.

Il a toujours été tenu compte de l'orientation pour juger des contraintes possibles qu'elle peut exercer sur la croissance en diamètre du tronc des arbres.

La dispersion de la plupart des termes chiffrables de l'analyse entre les différentes séries de prélèvement de cernes ou entre les différentes pousses considérées chaque année a toujours été évaluée, étant bien entendu que cette dispersion pouvait ne pas être aléatoire.

La recherche des relations de chacun des termes de la croissance avec le climat, c'est-à-dire la recherche du rôle du facteur "année", a été menée selon un procédé simple : a été recherché le

rapport des variations de chacun des termes de l'analyse *entre les trois années* aux variations entre ces mêmes trois années de deux facteurs météorologiques importants : les pluies et les températures ; dans tous les cas, la valeur, sur des périodes plus ou moins longues, de ces dernières, leur situation ou leur nature ont été envisagées. Des méthodes élaborées auraient permis de vérifier les résultats acquis par ces moyens simples, en les enrichissant éventuellement, surtout au plan des corrélations multiples de croissance. Cependant, dans la ligne plus immédiate du sujet, et en première urgence, une autre démarche a été choisie : les indications acquises par cette méthode simple ont été en effet utilisées dans une analyse multifactorielle descriptive portant sur une longue séquence de cernes d'arbres âgés.

Avant de passer à l'exposé détaillé de ces recherches, je voudrais remercier tous ceux qui ont concourru à leur réalisation.

Mes remerciements vont en premier lieu à l'équipe du Laboratoire de Botanique historique et Palynologie où ce travail a vu le jour, à MM. A. BEAUGE, J.L. de BEAULIEU, J. MEDUS, M. REILLE, Mme H. TRIAT, Mlle T. CHABAUD dont les conseils, l'aide, les critiques et l'amitié m'ont été si précieux.

Mes remerciements s'adressent aussi aux collaboratrices techniques qui se sont succédées pour effectuer les traitements de Laboratoire et le dépouillement des données : Mme C. REILLE, Mlles V. BURTON, C. DONGAR, M. TROUIN.

Je remercie chaleureusement Mme M. PELLET, Mlle M.R. ISSA, M. R. DASSULE qui ont assuré, avec un grand dévouement et une grande compétence la réalisation matérielle de ce mémoire.

Je dois à Mme L. PERRICHAUD, assistante au Centre de Calcul de Saint-Jérôme et à M. J.P. DURBEC, attaché de recherches à l'INSERM, de m'avoir initiée à des méthodes de calcul jusque là inconnues pour moi.

Ma reconnaissance s'adresse au Père FRANCK qui, voilà déjà quelques années m'ouvrit, sans restriction aucune, les portes de "La Béthéline" où se trouvent la plupart des arbres que j'ai étudiés.

Je dois à M. A. PONS, Professeur à l'Université de Marseille, de m'avoir confié ce travail qui lui tenait à coeur. Il m'a permis de le mener à bien par les excellentes conditions de travail qu'il m'a assurées et par les discussions si riches d'enseignements dont j'ai toujours pu bénéficier et plus encore au cours de la rédaction de ce mémoire. Je suis heureuse de pouvoir lui exprimer ici ma profonde admiration et ma gratitude.

Au terme de ce travail, ma pensée ne peut manquer d'aller vers le Professeur L. EMBERGER qui m'encouragea dans cette voie de recherche et qui aurait été sans doute satisfait d'en voir l'aboutissement.

Je remercie M. H.B. LÜCK, maître de recherche au CNRS d'avoir bien voulu faire partie de mon jury. Il a montré un grand intérêt pour mes travaux et a largement contribué à l'étude de l'influence des facteurs intrinsèques dans la croissance en épaisseur des arbres.

Je remercie M. P. NEVILLE, Professeur à l'Université de Marseille, et M. G. LEMEE, Professeur à l'Université de Paris, mon parrain au CNRS, qui a bien voulu me témoigner, par sa présence, la confiance que la Commission de Biologie et Physiologie végétales du CNRS m'a accordée pour la réalisation de ce travail.

Qu'il me soit permis de remercier vivement M. H.C. FRITTS, Professeur de dendrochronologie à l'Université de l'Arizona, d'avoir accepté de m'honorer de sa présence.

★ ★
★

I N T R O D U C T I O N

Tous les arbres étudiés proviennent de la propriété " La Béthéline", sise dans le quartier "Les Médecins" de la banlieue nord-est de Marseille et de la propriété voisine "Les Politres" (fig. 1). Dispersés sur un peu plus de 5 hectares de forêts, ces arbres poussent à une altitude comprise entre 200 et 250 mètres, en exposition sud à sud-ouest. La pente régulière assure un bon drainage.

Cinq prélèvements de sols ont été réalisés à proximité des arbres étudiés dans des sites aussi différents que possible. Ces sols, pour la plupart peu profonds, sur roche mère fissurée calcaire (Barrémien à faciès urgonien), révèlent à l'analyse (1) des caractères semblables (tableau I) : texture limoneuse plus ou moins riche en argile, structure le plus souvent grumeleuse, forte teneur en calcaire, pH nettement basique, complexe absorbant saturé en calcium, humification moyenne, faible teneur en azote en relation avec la nature de la couverture végétale (aiguilles de Pin). Il s'agit dans tous les cas de *rendzines* typiques (DUCHAUFOR, 1960).

Dans la pinède étudiée, les Pins se répartissent schématiquement en trois grands secteurs étagés altitudinalement :

(1) Les analyses ont été effectuées au Laboratoire de Botanique générale du Centre Saint-Jérôme de la Faculté des Sciences de Marseille. Que Monsieur G. AUBERT, maître-assistant, qui nous a dirigée dans ce travail trouve ici l'expression de notre gratitude.

1°) au sud-sud-est, un secteur de gros arbres âgés, notamment dans la partie la plus basse, anciennement cultivée (photo. ci-dessous) ;



La Béthéline : secteur des arbres âgés

2°) un secteur d'arbres de taille et d'âge moyens dans la partie intermédiaire souvent en pente ;

3°) un secteur d'arbres jeunes mais parsemé d'arbres d'âge moyen dans la partie supérieure la plus plate.

Un sous-bois de *Quercus coccifera* L. et *Ulex parviflorus* Pourret, à peu près continu sur toute la superficie de la pinède, cède le pas, dans sa partie inférieure, à une pelouse à *Brachypodium ramosum* (L.) R. et S. émaillée de touffes de *Rosmarinus officinalis* L., *Thymus vulgaris* L., *Coronilla glauca* L., *Quercus coccifera* L. et *Ulex parviflorus* Pourret, pour ne citer que les plus fréquentes.

Deux types d'opérations ont été menés.

- En premier lieu, la population de la pinède a fait l'objet de prélèvements systématiques à la tarière à 1,20 m environ du sol afin d'obtenir une approximation de l'âge des différents individus et de choisir ainsi parmi eux un éventail d'âges. Trois prélèvements par arbre à 120° l'un de l'autre, le premier au nord, le second à l'est-

sud-est, le troisième à l'ouest-sud-ouest, ont été réalisés.

Sur l'ensemble des quelque 80 arbres ayant fait l'objet de prélèvements, 36 ont été retenus pour l'étude de la variation de l'épaisseur des cernes successifs, soit 6 arbres dans chacune des catégories de 20, 40, 60, 80, 100 et 140 ans à hauteur de sondage. La catégorie 120 ans, avec un seul représentant, n'a pas pu être prise en compte.

Dans l'étude des variations de l'épaisseur des cernes successifs, le cerne de l'année 1967, achevé lors des premiers prélèvements à la tarière qui ont eu lieu en 1968, a été pris comme point de départ de la lecture des cernes effectuée de l'écorce vers le centre, comme toujours quand il s'agit d'arbres vivants. Tous les âges indiqués sont donc des âges atteints en 1967.

Les prélèvements à la tarière ont été effectués en novembre 1968, mars, mai et juin 1969.

- En deuxième lieu, et afin de suivre la formation du cerne ligneux au cours de l'année, des microprélèvements répétés de la zone cambiale ont été effectués au trocart, à une hauteur comprise entre 100 et 120 cm, sur 12 arbres de 60 à 140 ans comprenant 4 des arbres retenus précédemment. 18 arbres de petite taille, se prêtant à la mesure des pousses terminales et des aiguilles, ont également donné lieu à de tels prélèvements, à une hauteur comprise entre 50 et 100 cm.

Trois prélèvements, à 120° les uns des autres, ont été effectués sur les arbres de 60 à 140 ans. Le premier de ces 3 prélèvements a toujours été effectué sur la partie du tronc exposée au nord.

Les 18 arbres jeunes ayant permis la mesure de la longueur des pousses et des aiguilles n'ont subi qu'un seul prélèvement à chaque date en raison de la dimension réduite de leur tronc. Ce prélèvement a été effectué pour chaque groupe de 6 d'entre eux sur la partie du tronc exposée au nord, à l'est-sud-est ou à l'ouest-sud-ouest. Chacun de ces groupes a une localisation propre.

Les microprélèvements de la zone cambiale ainsi que les mesures de l'allongement des pousses et des aiguilles se sont échelonnés, trois années durant: 1969, 1970 et 1971, d'avril à novembre inclus, à intervalles réguliers.

Seuls ont été traités les résultats concernant :

1°) la formation du cerne de 6 arbres âgés de 57*, 65, 67, 104*, 123 et 144* ans dont 3 (marqués d'un astérisque) appartiennent à l'ensemble des arbres retenus pour l'étude des variations de l'épaisseur des cernes successifs ;

2°) la formation du cerne de 9 des 18 arbres de petite taille (3 des 6 arbres de chaque groupe) ;

3°) l'allongement des pousses et des aiguilles de 3 des 9 arbres précédents (1 par groupe).

La région de Marseille est soumise au climat méditerranéen défini par des "saisons thermiques froides et chaudes nettes", des "pluies concentrées sur la partie froide de l'année (automne à printemps)" et des "étés secs" (EMBERGER, 1943). Elle appartient, d'après la classification d'EMBERGER (1955), à la "forme" du climat méditerranéen subhumide et à sa variété chaude caractérisée par des minimums moyens du mois le plus froid supérieurs à 0° (de l'ordre de 3° C).

Dans la recherche des rapports de l'épaisseur des cernes avec les éléments de ce climat méditerranéen si particulier, les précipitations et les températures ont été retenues.

Pour des raisons pratiques, la quantité de pluie par périodes fixes (décades, mois, années) a été avant tout utilisée. Il faut noter cependant que de telles données sont imparfaites sur le plan biologique, les végétaux étant souvent sensibles à la répartition des pluies, à la forme qu'elles revêtent autant qu'à leur valeur absolue. Toutes les fois que cela a été possible, de telles précisions ont été introduites dans l'analyse.

Les données météorologiques utilisées proviennent des relevés effectués à l'Observatoire de Marseille (altitude 74 m), situé à 8 km au sud-ouest de la pinède étudiée et distant de 3 km de la mer (fig. 1).

CHAPITRE I

FORMATION DU CERNE LIGNEUX ET CLIMAT

I. ANALYSE DE LA FORMATION DU CERNE AU COURS DE L'ANNEE

A. Le cerne ligneux

Le *cerne ligneux* résulte du fonctionnement d'un méristème latéral (ESAU, 1965) situé dans le tissu vasculaire secondaire entre le *xylème* ou *bois* et le *phloème* ou *liber* (MISCHKE, 1890 ; CHEADLE, 1956, WILSON, 1964). Ce méristème est le siège de divisions périclines, c'est-à-dire parallèles à la surface du tronc, responsables de l'épaississement de ce dernier et de la mise en place des rangées radiales de cellules. Il est aussi le siège de divisions anticlines, c'est-à-dire perpendiculaires à la surface du tronc, qui participent à l'allongement de la circonférence (ESAU, 1965 ; BANNAN, 1968).

Le méristème latéral, appelé aussi *cambium* (SANIO, 1873 ; MISCHKE, 1890 ; LADEFOGED, 1952 ; BANNAN, 1955, 1968 ; WILSON, 1964) ou *zone cambiale* (ESAU, 1965 ; NEWMAN, 1956 ; WILSON, WODZICKI & ZAHNER, 1966 ; ALFIERI & EVERT, 1968 ; SKENE, 1969) comprend toutes les cellules susceptibles de se diviser, c'est-à-dire une assise de cellules initiales [à laquelle WILSON, WODZICKI & ZAHNER (1966) réservent exclusivement le terme de *cambium*] et les dérivés immédiats de ces cellules : les cellules mères du xylème vers l'intérieur et

les cellules mères du phloème vers l'extérieur suivies par les cellules en voie d'élargissement et de maturation de ces deux tissus.

L'ensemble des cellules lignifiées au cours d'une année constitue à proprement parler le *cerne ligneux*.

Le cerne ligneux de Gymnosperme se distingue du cerne ligneux d'Angiosperme par l'absence de vaisseaux, la conduction de la sève brute étant assurée par des fibres trachéides, et la proportion relativement faible de parenchyme axial (ESAU, 1965), des cellules parenchymateuses radiales, ou rayons, assurant dans les deux cas la circulation radiale de la sève. Dans les deux cas également, le cerne présente schématiquement deux zones : le *bois initial*, interne, premier formé, peu dense, avec des cellules de grand diamètre, le *bois final*, externe, formé ultérieurement, plus dense, avec des cellules de plus petit diamètre. Des variations dans l'épaisseur relative de ces deux zones et dans leur aspect (présence de bandes de cellules relativement plus denses, ou *zones sombres*) se produisent couramment (ESAU, 1965 ; DOBBS, 1951, 1952, 1953).

B. Méthodes et techniques d'étude

1. Historique

Les Angiospermes ligneuses (Hêtre, Chêne, Erable, Frêne, Eucalyptus etc.) aussi bien que les Gymnospermes (Pin, Sapin, Epicéa, Mélèze, Pseudotsuga etc.) ont fait l'objet de nombreux travaux concernant l'élaboration du cerne ligneux au cours du temps.

Il s'agit d'observations répétées, effectuées sur les troncs souvent à hauteur de poitrine, quelquefois à leur base (WODZICKI, 1960 ; WODZICKI & PEDA, 1963) ou à différents niveaux (KNUDSON, 1913 ; WIGHT, 1933 ; OPPENHEIMER, 1945 ; AMOS, BISSET & DADSWELL, 1950 ; FRASER, 1952 ; LADEFOGED, 1952 ; WHITMORE & ZAHNER, 1966) ou sur le tronc et les branches (MESSERI, 1948 ; VERGNANO, 1949 ; MAUGINI, 1949 ; DE PAOLIS, 1949, 1951 ; LADEFOGED, 1952 ; FAHN, 1959a, 1959b) au cours d'une (presque tous les auteurs ayant publié sur ce thème) ou *plusieurs* saisons de végétation (2 saisons : DE PAOLIS, 1949 ; BERNSTEIN & FAHN, 1960 ;

3 saisons : DAUBENMIRE, 1948-49 ; 6 à 8 : FOWELLS, 1941) à des intervalles variables selon les auteurs et les techniques utilisées (tous les jours : FRITTS, 1959 a et b ; KOZLOWSKI, WINGET & TORRIE, 1962 ; toutes les semaines : MISCHKE, 1890 ; EGGLER, 1955 ; GRILLOS & SMITH, 1959 ; WHITMORE & ZAHNER, 1966 ; toutes les quinzaines⁰ : MISCHKE, 1890 ; BERNSTEIN & FAHN, 1960 ; ou tous les mois : AMOS, BISSET & DADSWELL, 1950 ; MAUGINI, 1949 ; etc.). Les observations sont effectuées sur le tronc selon une orientation précise (sud : KNUDSON, 1913 ; nord : EGGLER, 1955 ; sud et nord : OPPENHEIMER, 1945 ; FAHN, 1953 ; est et ouest : BANNAN, 1962 ; WILSON, 1964 ; SKENE, 1969) ou non précisée (MESSERI, 1948 ; MAUGINI, 1949 ; WILSON, 1966).

Deux techniques sont, en général, utilisées dans ces travaux, seules ou conjointement : la mesure de l'augmentation de la circonférence des troncs et les prélèvements de la zone cambiale.

La première de ces techniques nécessite la pose et la lecture de verniers (KOZLOWSKI & PETERSON, 1962 ; POUPON, 1970), de dendromètres (FOWELLS, 1941 ; FRASER, 1952 ; JACKSON, 1952 ; EGGLER, 1955 ; SKENE, 1969) ou de dendrographes (CHALK, 1930 ; KIENHOLZ, 1934 ; DAUBENMIRE & DETERS, 1947 ; DAUBENMIRE, 1948 ; FRITTS & FRITTS, 1955 ; FRITTS, 1956, 1958, 1959 ; WODZICKI, 1960 ; KOZLOWSKI, WINGET & TORRIE, 1962 ; WODZICKI & PEDA, 1963 ; WILSON, 1963).

Le prélèvement de la zone cambiale et du (ou des) cerne la précédant est effectué sur un seul et même arbre (MISCHKE, 1890 ; CHALK, 1930 ; WIGHT, 1933 ; OPPENHEIMER, 1945 ; FRASER, 1952 ; LADEFOGED, 1952) ou sur des arbres différents à chaque prélèvement, qu'il y ait abattage de l'arbre (CHALK, 1930 ; COCKERHAM, 1930, WIGHT, 1933 ; AMOS, BISSET & DADSWELL, 1950 ; WODZICKI, 1960 ; WODZICKI & PEDA, 1963 ; WILSON, 1963) ou non (BANNAN, 1955 ; BERNSTEIN & FAHN, 1960 ; SKENE, 1969).

Trois instruments sont utilisés dans les prélèvements : la sonde classique de Pessler (CHALK, 1930 ; LADEFOGED, 1952), le couteau (CHALK, 1930 ; WIGHT, 1933 ; LADEFOGED, 1952) et le ciseau de menuisier (CHALK, 1930 ; FAHN, 1953 ; OPPENHEIMER, 1945 ; FRASER, 1952).

Les prélèvements eux-mêmes sont d'épaisseur variable : 0,5 à 1 cm (FAHN, 1953 ; BANNAN, 1956 ; GRILLOS & SMITH, 1959 ; BERNSTEIN & FAHN, 1960) et comprennent au minimum le cerne de l'année et souvent celui de l'année précédente (SKENE, 1969). Leur longueur va de 1,2 (BERNSTEIN & FAHN, 1960) à 2 (KNUDSON, 1913 ; COCKERHAM, 1930 ; FRASER, 1952 ; BANNAN, 1956, 1963) et même 5 cm (SKENE, 1969). Leur largeur oscille entre 0,5 - 1 cm et 1,5 - 2 cm.

Un désavantage certain des prélèvements répétés de la zone cambiale, quelles que soient leurs dimensions, réside dans le fait que ces prélèvements successifs, ne pouvant pas être pris au même endroit, proviennent soit de parties différentes d'un même cerne lors des prélèvements sur un seul et même arbre, soit de cernes d'arbres différents qui ne sont pas nécessairement soumis au même instant au même régime de croissance (CHALK, 1930 ; FRASER, 1952). Des complications dans l'interprétation des résultats ultérieurs en découlent (BANNAN, 1955).

L'utilisation des dendrographes permet de tourner cette difficulté mais en apporte cependant au moins deux autres, d'ailleurs cumulatives.

D'abord le dendrographe enregistre l'accroissement radial total (FRASER, 1952 ; BANNAN, 1955) c'est-à-dire l'accroissement du xylème, du phloème et de l'écorce. De plus, il donne une courbe correspondant de fait à l'accroissement réel du nombre effectif de cellules mais aussi à des accroissements "factices" vis-à-vis de la production nette en tissus résultant de variations de la taille des cellules sous l'influence de facteurs physiques plus ou moins accidentels tels que l'humidité et la température (FRIESNER, 1943 ; DAUBENMIRE, 1948-49 ; FRITTS & FRITTS, 1955 ; FRITTS, 1960). Quelques auteurs ont utilisé les deux techniques conjointement sur des arbres différents d'une même population (CHALK, 1930 ; SKENE, 1969) ou sur les mêmes arbres (FRASER, 1952 ; FRITTS, SMITH & STOKES, 1965).

Il est évident que l'interprétation des résultats des dendrographes en termes de formation de bois distincte de celle du phloème et du cortex reste très incertaine (CHALK, 1930) et qu'en dernière analyse ce sont encore les prélèvements qui apportent le plus d'informations, compte tenu des restrictions qui ont déjà été faites, car ils fournissent

un moyen de connaître avec précision le début de la croissance secondaire [dès qu'une nouvelle trachéide a été formée, elle peut être reconnue (FRASER, 1952)], et qu'ils permettent l'observation des changements progressifs de la structure du bois associés avec la formation du cerne annuel (CHALK, 1930).

L'ensemble des techniques de laboratoire appliquées aux prélèvements de la zone cambiale varie avec les auteurs. D'une façon générale, le matériel ne se prêtant qu'à un examen microscopique, des coupes dans les différents plans du bois sont effectuées [coupes transversales (OPPENHEIMER, 1945 ; MESSERI, 1948 ; BERNSTEIN & FAHN, 1960 ; WHITMORE & ZAHNER, 1966 ; SKENE, 1969), transversales et longitudinales tangentielles (GILL, 1932 ; AMOS, BISSET & DADSWELL, 1950), longitudinales radiales et tangentielles (COCKERHAM, 1930), longitudinales radiales (BANNAN, 1955), longitudinales tangentielles (BANNAN, 1956, 1960, 1962, 1963, 1965 ; WILSON, 1966) ou coupes dans les trois plans (BANNAN, 1955, 1963 ; GRILLOS & SMITH, 1959 ; EVERT, 1961 ; WILSON, 1963 ; ALFIERI & EVERT, 1968)].

Ces coupes sont pratiquées sur du matériel frais (LADEFOGED, 1952 ; BANNAN, 1955) ou préalablement traité de façon variée (KNUDSON, 1913 ; NEWMAN, 1956 ; WILSON, 1963, 1964, 1966 ; etc.) soit à main levée (MESSERI, 1948 ; BANNAN, 1955 ; WODZICKI, 1960, 1962 ; WODZICKI & PEDA, 1963) soit au microtome (GILL, 1932 ; WIGHT, 1933 ; OPPENHEIMER, 1945 ; MAUGINI, 1949 ; BANNAN, 1955 ; WODZICKI, 1960 ; WODZICKI & PEDA, 1963) et donnent lieu à des préparations le plus souvent permanentes.

2. Méthodes et techniques utilisées

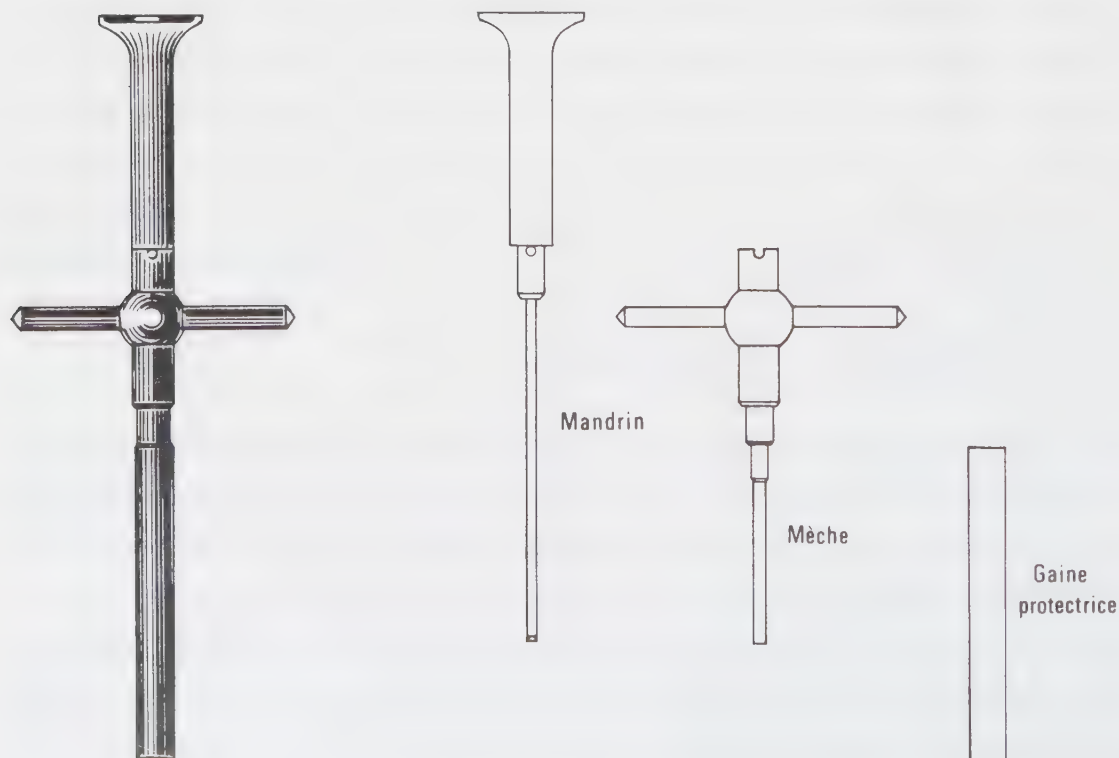
Les prélèvements de la zone cambiale du Pin d'Alep ont été effectués sur des arbres de 14 à 18 ans, de 2 m de haut environ, et sur des arbres de 60 ans environ et plus de 100 ans qui ont entre 6 et 16 m de haut (tableau II), au cours des années 1969, 1970 et 1971, à des intervalles de 14 jours en principe (1) pour la période de végétation (10 jours en 1971), avec des prélèvements de contrôle à la fin du mois de janvier 1970 et au début du mois de février 1971.

(1) Des irrégularités ont été introduites par des intempéries.

Les *mêmes arbres*, au *même niveau*, ont subi l'ensemble des prélèvements effectués au cours des trois années d'étude.

Ces prélèvements se répartissent sur un rectangle de 6 X 15cm en moyenne chez les arbres âgés et de 3 à 4 cm X 13 à 14 cm en moyenne chez les arbres jeunes, la longueur étant parallèle à l'axe. Les premiers prélèvements ont été effectués, chez tous les arbres jeunes, sur l'entre-noeud 1960 ou 1961, les suivants sur l'entre-noeud inférieur quand le précédent s'avérait trop exigu (tableau II), la circonférence des troncs, à leur niveau, étant en moyenne de 8,2 cm (tableau II).

L'appareil utilisé pour les prélèvements s'apparente au tube en acier tranchant de FRASER (1952) et à l'emporte-pièce ("leather-punch") de GUIHER (1969) tout en ayant des dimensions bien plus réduites. Il s'agit d'un instrument de chirurgie, en acier, le "trocart de Mallarmé 20-10" dont la mèche creuse, qui a un diamètre intérieur de 1,5 et un diamètre extérieur de 1,9 mm, est régulièrement affûtée après élimination du biseau d'origine et dont le mandrin, également biseauté, est ajusté au nouveau profil de la mèche (schéma ci-dessous).



Trocart de Mallarmé adapté aux microprélèvements (grandeur nature)

En raison de sa ressemblance avec la sonde de Pessler classique utilisée pour les grands prélèvements, la dénomination de "micro-sonde" lui a été appliquée et les termes de "microsondage" et "microcarotte" seront employés pour désigner les opérations de prélèvement effectuées avec son concours et les fragments de bois retirés.

La microsonde est enfoncée, en force, au maillet, dans la zone cambiale et le bois sous-jacent, perpendiculairement à la surface du tronc, après élimination au canif de toute la partie morte du suber dans le cas des arbres âgés (1) (OPPENHEIMER, 1945 ; MESSERI, 1948 ; FRASER, 1952). On la retire ensuite, sans aucune autre intervention, délicatement, en lui imprimant une rotation alternative dans les deux sens. Il est rare que la microcarotte découpée à l'emporte-pièce, à l'intérieur de la mèche, ne se détache pas alors de la masse du bois (2).

La microcarotte fichée dans la sonde est poussée à l'extérieur à l'aide du mandrin. Même si l'affûtage de la mèche doit quelquefois en souffrir, il est préférable d'exercer la poussée du côté de l'extrémité de la mèche où le bois protège le phloème et la zone cambiale tendres et fragiles.

Grâce à leur petit diamètre et à la réduction des forces de friction qui se manifestent lors de la pénétration des microsondes dans le bois, les microcarottes se dissocient au niveau de la zone cambiale moins fréquemment que des prélèvements de diamètre plus élevé. Cet avantage est particulièrement sensible en début de saison où, avec la reprise des divisions dans cette zone, la dissociation est considérée comme de règle (PRIESTLEY, SCOTT & MALINS, 1932).

Les microsondages ont été effectués à des distances de 6 à 8 mm les uns des autres, une disposition en quinconce étant le plus souvent

-
- (1) Le maintien de cette zone morte s'est révélé désastreux pour la zone cambiale sous-jacente écrasée au moment de l'extraction.
 - (2) Au début de l'utilisation de ce type de sonde, il avait paru bon de creuser, à l'aide d'un "bocfil", de fines cannelures longitudinales à l'intérieur de la mèche pour agripper plus fermement la microcarotte au moment de l'extraction de la sonde et par là même assurer sa dissociation immédiate du reste du bois. Il s'est avéré à l'usage que cette précaution était inutile et par certain côté préjudiciable, car elle rendait les sondes plus fragiles.

respectée.

Les trous ont été rebouchés à la vaseline neutre (1) (WILSON, 1964) maintenue par un petit fragment de tissu adhésif.

Dès son extraction, chaque microcarotte, longue de 5 à 16 mm (1 cm en moyenne), a été recueillie dans un pilulier d'eau sucrée à 7%.

A l'exclusion des premiers prélèvements de 1969, fixés dans les mélanges F.A.A. (KNUDSON, 1913 ; NEWMAN, 1956 ; SASS, 1964) ou C.R.A.F. (SASS, 1964 ; WILSON, 1964), le matériel n'a pas subi de fixation (la fixation n'étant pas indispensable pour une étude qui s'adresse aux membranes des cellules plutôt qu'à leur contenu). Il a été traité le plus souvent, dès son arrivée au laboratoire, de la façon suivante :

1°) Les microcarottes ont d'abord été ressectionnées à leurs extrémités sous le microscope stéréoscopique, de façon à éliminer l'excès d'écorce et à régulariser la section du bois. Suivant la longueur des prélèvements, un nombre variable de cernes (1 à 5) sous-jacents au cerne annuel étudié a été conservé.

2°) En raison de leur petite taille, il n'a pas été possible d'envisager de les couper autrement qu'après inclusion, tous les essais de coupe sous congélation s'étant avérés catastrophiques. L'inclusion à la paraffine a été retenue après plusieurs essais (2).

Les microcarottes ont été déshydratées à l'alcool butylique tertiaire (GRILLOS & SMITH, 1959 ; SASS, 1964 ; WILSON, 1964) avant d'être incluses dans de la paraffine 63°. Un passage sous vide dans un premier bain d'alcool éthylique à 30%, en éliminant l'air des fibres du bois, a favorisé l'inclusion ultérieure.

Trois microcarottes ont été incluses par bloc selon une disposition bien définie et ce, sous microscope stéréoscopique, de façon à orienter correctement les trachéïdes.

3°) Les blocs de paraffine ont été coupés sans délai ni traitement particulier au microtome à glissière de base, type 1300, Leitz-Wetzlar. Des rasoirs à biseau abrupt (moyennant un affûtage soigné) se sont

-
- (1) L'utilisation complémentaire d'un mastic à greffer (KNUDSON, 1913) a été très tôt abandonnée car ce dernier provoque l'apparition d'un bourrelet.
 - (2) Des essais de montage dans l'Entellan, liquide d'inclusion rapide de Merck, n'ont pas donné de résultats satisfaisants.

avérés préférables à des rasoirs à profil normal. Seules des coupes *transversales* d'une épaisseur de 20 μ ont été effectuées, les micro-carottes étant disposées parallèlement au fil du rasoir (SASS, 1964).

Malgré le traitement à l'alcool butylique tertiaire, le bois demeurait assez dur et cassant, et à son contact la zone cambiale, plus molle, tendait à se déchirer, mais les traitements ramollissants essayés (1) ont introduit une complication sans rapport avec l'amélioration des résultats et n'ont pas été retenus.

4°) Les coupes ont été collées sur les lames à l'adhésif de Haupt (JOHANSEN, 1940 ; WILSON, 1966) remanié (la dose de gélatine a en effet été augmentée de moitié car il arrivait que les coupes se détachent au cours des bains ultérieurs).

Ces coupes ont été déparaffinées au xylène, colorées dans les premiers temps au carmin et vert d'iode (LANGERON, 1949) puis suivant la technique de Foster (FOSTER, 1934 ; SASS, 1964) le plus souvent incomplète (bain de safranine supprimé). Elles ont enfin été montées directement au baume après déshydratation selon le procédé classique (LANGERON, 1949).

Les coupes ont été examinées au grossissement 10 X 10.

A chaque date de prélèvement, chaque carotte a donné lieu au *comptage* des cellules formées depuis le début du fonctionnement cambial et à la *mesure* de l'épaisseur de l'ensemble de ces cellules. Eventuellement, les cernes précédant le cerne étudié ont donné lieu aux mêmes observations.

Dans le cerne en cours de formation, la distinction a été faite entre cellules lignifiées et cellules non lignifiées. Ont été comptées comme cellules lignifiées, des cellules encore en voie de lignification mais entre lesquelles ne se manifestait aucune augmentation

(1) Séjour dans des bains d'eau, alcool et glycérine (DOP & GAUTIE, 1909), méthode au savon de Godfrin (LABOUREUR, 1949 ; LANGERON, 1949 ; PONS, 1955), traitement à l'acétone et à l'acétate de cellulose (WILLIAMSON, 1921), ébullition (GREGUSS, 1955 ; FAHN, 1953), applications d'acide fluorhydrique (GARLAND, 1935).

du diamètre radial vers le centre de l'arbre. Au sein des cellules non lignifiées, une zone de cellules en voie d'expansion radiale et de différenciation - cellules à parois minces, peu colorées par la coloration de Foster, à lumière de plus en plus grande vers le centre de l'arbre - a été distinguée de la zone des cellules invariablement plates et à parois fines (WODZICKI, 1960), laquelle correspond approximativement à la zone cambiale au sens de WILSON, WODZICKI & ZAHNER (1966) (1).

Pour chaque microcarotte, au moins *trois* files cellulaires (2) sur la soixantaine de files disponibles ont fait l'objet des comptages et mesures (WHITMORE & ZAHNER, 1966 ; SKENE, 1969).

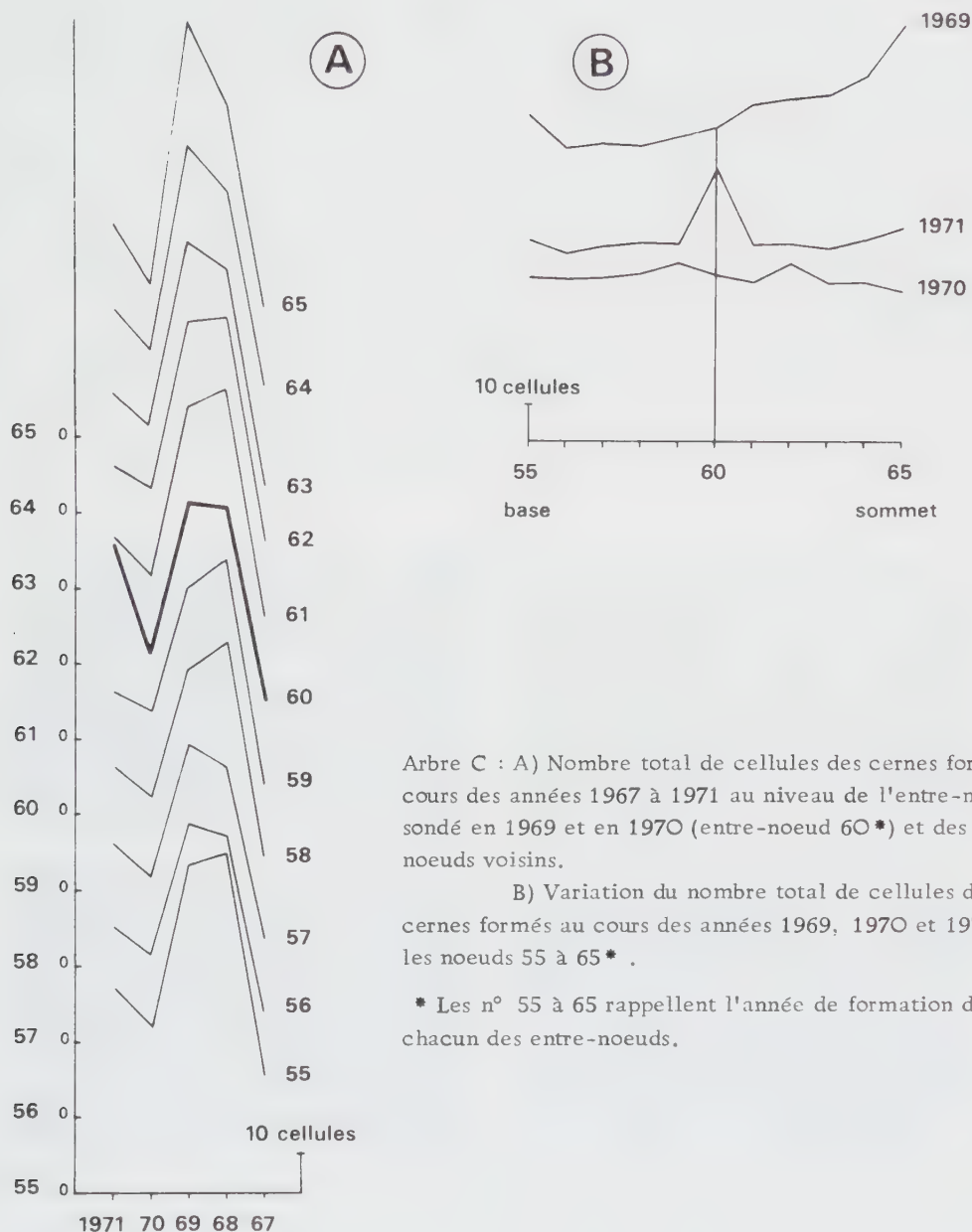
Le choix d'une telle technique de microprélèvement s'imposait : des prélèvements de grande taille n'auraient certainement pas permis de suivre la croissance, pendant trois ans, sur un même arbre (CHALK, 1930 ; BANNAN, 1955) - et à plus forte raison sur les arbres jeunes de circonférence réduite - car ils auraient entraîné des distorsions importantes dans les régions voisines, les rendant par là même impropres pour toute étude ultérieure (MISCHKE, 1890; CHALK, 1930 ; OPPENHEIMER, 1945 ; WILSON, 1964). Les microsondes, bien affûtées, découpant sans bavure zone cambiale et bois sous-jacent, ce qui minimise la lésion des tissus délicats (FRASER, 1952), des prélèvements rapprochés ont donc été rendus possibles sans trop de risques de rencontrer des zones de croissance aberrante.

Cependant, en limitant la démonstration au nombre total de cellules des cernes d'un arbre jeune (C) pris au hasard, sondé en 1969 et en 1970, et en se référant à l'étude comparée des variations de ce nombre sur l'entre-noeud sondé et les entre-noeuds voisins (fig. ci-contre) il apparaît que les microsondages ont eu un effet non négligeable quoique relativement modéré. Ils ont entraîné une augmentation cumulative du nombre total de cellules, mais seulement sensible au bout de deux ans (fig. ci-contre : A). Dans le cas précis et à ce terme, cette

(1) Il est possible qu'une ou deux cellules mères du phloème, semblables à la cellule cambiale et aux cellules mères du xylème, aient été incluses dans les comptages de cette zone, mais l'importance relative des différentes zones distinguées n'a pu en être significativement modifiée.

(2) Notamment pour la zone de cellules lignifiées.

augmentation est de l'ordre de 40% vis-à-vis du cerne moyen de la même année formé sur les noeuds supérieurs et inférieurs voisins (1) (fig. ci-dessous : B).



Arbre C : A) Nombre total de cellules des cernes formés au cours des années 1967 à 1971 au niveau de l'entre-noeud sondé en 1969 et en 1970 (entre-noeud 60*) et des entre-noeuds voisins.

B) Variation du nombre total de cellules des cernes formés au cours des années 1969, 1970 et 1971 sur les noeuds 55 à 65*.

* Les n° 55 à 65 rappellent l'année de formation de chacun des entre-noeuds.

- (1) Il est à noter que les prélèvements de la première année vont de pair avec une baisse du nombre total de cellules par rapport à l'année précédente dans les deux entrenoeuds situés au-dessus et au-dessous de la zone de prélèvement, mais il s'agit d'un phénomène discret et fugace (fig. ci-dessus : A). L'ensemble des données recueillies sur l'arbre C suggère que l'analyse expérimentale détaillée des effets des microprélèvements peut constituer une approche fertile des problèmes posés par les transferts de substances dans la masse du tissu ligneux.

La réalisation des prélèvements successifs sur des arbres différents aurait permis d'éviter ce facteur de distorsion. Mais, comme le montre la figure 9 à propos d'arbres aussi semblables que possible à l'arbre C, les différences du nombre total de cellules existant entre les arbres vont, pour trois groupes de trois arbres, de 13 à 110% ! Pour éliminer un artéfact, des difficultés d'interprétation insurmontables auraient été introduites.

Le fait que la mise en place du cerne ne soit pas plus homogène, d'après les microprélèvements, en 1971 qu'en 1970 et 1969 montrera par ailleurs que ces interventions n'occultent pas l'action des facteurs naturels.

Au total, si les microprélèvements qui ont été pratiqués constituent bien une cause de distorsion, celle-ci est acceptable et, surtout, n'entraîne qu'un minimum de difficultés d'interprétation.

3. Expression des données

L'étude reposant sur des prélèvements d'un même arbre effectués en des points voisins, les différences des nombres de cellules observés entre des prélèvements successifs sont à la fois l'expression du déroulement de la croissance du cerne et d'une variation aléatoire liée à l'état local du cerne propre, pour chaque moment, à chaque point (CHALK, 1930). Il s'ensuit que les graphiques construits sur ces nombres présentent une allure en dents de scie (fig. 2, 3 & 4 : A) - surtout sensible dans les phases de faible croissance en épaisseur - qui en interdit l'exploitation immédiate.

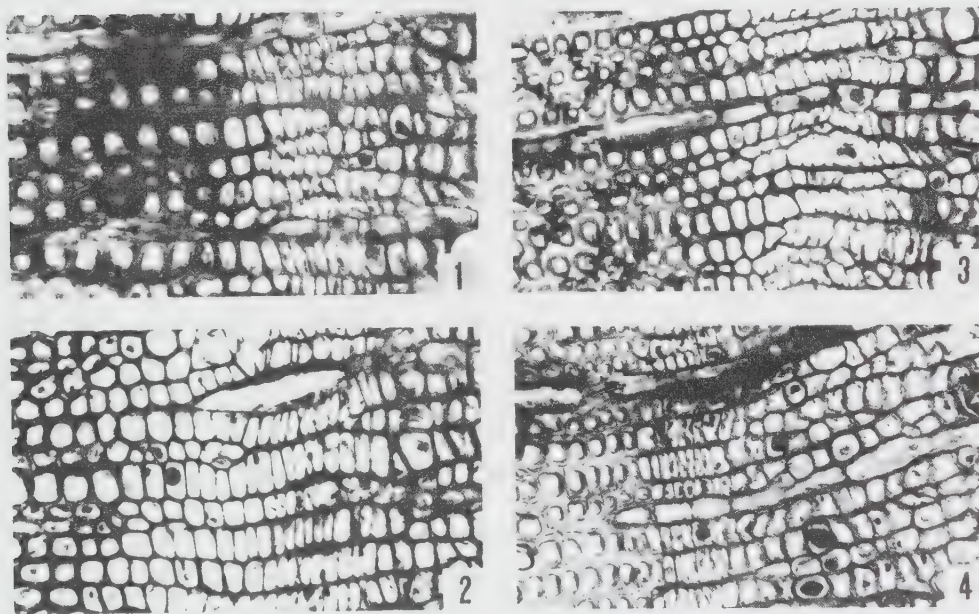
La construction de courbes sur les données empiriques corrigées selon diverses fonctions, comme celle proposée par exemple par AMOS, BISSET & DADSWELL (1950) n'a pas apporté de solution satisfaisante car y sont masquées des inflexions trop régulièrement rencontrées pour être aléatoires.

Aussi a été adopté un moyen terme, plus souple et plus empirique, pour faciliter l'analyse et la comparaison des quelque 80 courbes brutes disponibles. Pour chacune d'elles une "courbe élaborée" a

été tracée à mi-chemin entre la courbe reliant les moyennes mobiles (1) des données brutes (WHITMORE & ZAHNER, 1966 ; SKENE, 1969) et la courbe brute lissée à main levée (fig. 2 à 7).

Au cours de l'analyse de ces courbes élaborées et pour résoudre les ambiguïtés, il a été procédé, sur les microcarottes, à une nouvelle observation de la réalité cellulaire faisant intervenir les caractères de la membrane des cellules des deux zones distinguées au sein des cellules non lignifiées ainsi que l'état des cellules se trouvant à la limite externe de la zone lignifiée.

C'est ainsi que, par exemple, les 4 prélèvements illustrés par les clichés ci-dessous, effectués sur un même arbre (2) les 7 septembre, 29 septembre, 15 octobre et 15 novembre, témoignent bien de



Etat de la zone cambiale de l'arbre L en 1971, les 7/9 (1, X 420, 29/9 (2, X 390), 15/10 (3, X 390) et 15/11 (4, X 380).
De gauche à droite : xylème, zone cambiale, phloème.

-
- (1) Il n'était pas absolument rigoureux d'utiliser ces moyennes mobiles en raison de l'irrégularité des intervalles de mesure, mais, de fait, ceux-ci ont si peu varié que cet obstacle théorique a été négligé.
- (2) Il s'agit de l'arbre L en 1971 (cf. fig. 4 & 11).

l'intervention d'une reprise importante d'activité cambiale en septembre s'achevant vers la mi-octobre alors que sa présence, et surtout son importance, sur la courbe des variations de l'épaisseur des cernes au cours de l'année prêtait à discussion eu égard à la longue période d'arrêt antérieure : la nette augmentation de l'épaisseur de la zone de cellules en voie d'expansion radiale et de lignification le 29 septembre par rapport au 7 septembre, son rétrécissement le 15 octobre lèvent toute ambiguïté.

La question de l'origine des accélérations importantes - observées dans plusieurs courbes moyennes - de la production du nombre de cellules lignifiées s'est posée en premier lieu. En effet, abstraction faite des variations aléatoires, toute augmentation du nombre de cellules lignifiées entre deux dates successives peut être proportionnelle à l'augmentation du nombre de cellules en voie d'expansion radiale et partant à celle du nombre de cellules de la zone cambiale elle-même (WILSON, 1964). La vitesse de lignification des cellules est alors à peu près identique à celle de leur différenciation. Elle peut aussi provenir d'une diminution du nombre de cellules en voie d'expansion radiale et de différenciation au profit des cellules lignifiées, la vitesse de la lignification étant alors supérieure à celle de la différenciation, avec ralentissement ou sans variation aucune de la vitesse d'apparition des cellules de la zone cambiale. Si, dans le premier cas, la variation du nombre de cellules lignifiées est, à peu de chose près, l'expression de la seule activité cambiale, il n'en est plus de même dans le deuxième, où le fait d'utiliser les cellules lignifiées pour juger de l'activité cambiale se trouve mis en cause.

Afin de faire justice de cette réserve, trois exemples correspondant à des courbes sur lesquelles des inflexions pouvaient être attribuées à la seule lignification ont été éprouvés en détail : les variations du nombre de cellules de la zone non lignifiée de l'arbre K en 1969, des carottes nord, est-sud-est, ouest-sud-ouest des arbres 13 en 1970, 8 en 1971 (1), ont été analysées et portées sur la courbe de variation des cellules lignifiées de ces arbres (fig. 8).

(1) Comme pour les cellules lignifiées, il y a eu, pour chaque arbre et chaque orientation, construction d'un graphique à partir des nombres bruts, lissage à main levée de ce graphique après calcul des moyennes mobiles et lecture sur les courbes obtenues, à des dates fixes, des nombres utilisés par la suite.

Il apparaît que les accroissements accélérés du nombre de cellules lignifiées observés sur K, 13 WSW et ESE, 8 WSW et N ne se sont certainement pas faits au détriment des cellules de la zone en voie d'expansion radiale et de différenciation, l'ensemble des cellules non lignifiées n'étant à aucun moment en nombre suffisant pour expliquer de tels accroissements ; l'hypothèse d'une activité cambiale contemporaine de ces accroissements est seule valable. Certes, il n'est pas exclu qu'à certains moments de la formation du cerne, et notamment à la fin (8 N), un tel phénomène d'accélération de la lignification aux dépens des cellules de la zone non lignifiée se soit produit, entraînant alors des erreurs dans l'estimation de la réalité de la croissance à partir des seules cellules lignifiées. Toutefois, dans l'ensemble des cas examinés ici, le phénomène, s'il s'est produit - et il est difficile d'en juger en raison du petit nombre de cellules mis en cause - n'a certainement jamais atteint des proportions supérieures à l'erreur introduite par la construction même des courbes moyennes.

Les graphiques de la figure 8 mettent bien en évidence l'antériorité de l'activité cambiale sur la lignification (1), en même temps qu'ils soulignent l'importance à peu près constante de la zone de cellules non lignifiées, quel que soit l'arbre, tout au long de la période de formation du cerne.

Compte tenu de l'ensemble des faits précédemment exposés, les variations du nombre de cellules lignifiées ont été jugées propres à rendre compte de l'activité cambiale. Elles seront seules examinées par la suite. Bien que des mesures aient été faites concurremment avec les comptages, celles-ci n'ont pas été analysées de façon systématique en raison de leur forte corrélation ($r \geq 0,95$) avec ces derniers (tableau suivant).

(1) Il est en effet possible d'y calculer le temps nécessaire à cette lignification : soit à l'instant t une cellule C à la limite externe des cellules non lignifiées et à la distance y cel. du cerne précédent = a cel. lign. + b cel. non lign.; le temps requis pour la lignification de C correspond au temps nécessaire pour que $y = a'$ à l'instant t' (cf. SKENE, 1969).

CORRELATIONS ENTRE LES NOMBRES BRUTS DE CELLULES ET LES EPAISSEURS BRUTES CORRESPONDANTES OBSERVES AU COURS DES DIVERS PRELEVEMENTS ANNUELS CHEZ QUELQUES ARBRES JEUNES (F, Q, K) ET 6 ARBRES VIEUX (28, 8, 15, 25, 13, 20).

1969			1970			1971		
F	:	0,99	Q	:	0,98	K	:	0,98
28 ESE	:	0,98	15 WSW	:	0,95	13 N	:	0,95
8 WSW	:	0,99	25 N	:	0,97	20 ESE	:	0,99

N, ESE, WSW : orientations suivant lesquelles ont été faits les micro-prélèvements. Probabilité $< 0,05$.

Il est évident que la nature, la localisation, l'importance des événements révélés par l'observation des cellules lignifiées ne sont seulement qu'autant d'*indices* de l'activité cambiale *réelle*.

Les variations du nombre de cellules lignifiées ont été étudiées sur des diagrammes tirés des courbes élaborées mais plus faciles à comparer qu'elles. Ces diagrammes représentent les accroissements du nombre de cellules lignifiées sur des intervalles de dix jours à compter du 1er janvier, les mêmes pour chacune des trois années étudiées. (Fig. 9 à 14).

★ L'essentiel de l'analyse du fonctionnement cambial a été mené sur la période délimitée par la mise en place des 5 et 95% du nombre total de cellules lignifiées (FOWELLS, 1941), les périodes d'activité extérieures à ces bornes (1) correspondant à une production cellulaire très faible, dont la durée est difficile à estimer.

Par contre, lorsqu'il s'est agi de production cellulaire, l'observation anatomique étant peu contestable, la totalité des cellules a pu être prise en compte (2).

★ Bien que les dates où les 5% du nombre total de cellules

(1) Elles sont caractérisées sur les diagrammes par l'absence de figuré.

(2) Dans tous les calculs concernant les cellules, les nombres comportant une décimale égale ou supérieure à 6 ont toujours été arrondis à l'unité supérieure.

lignifiées sont en place aient été considérées comme plus sûres que les dates d'apparition des toutes premières cellules lignifiées, ces dernières ont tout de même été prises en considération pour évaluer la date du réveil effectif de l'activité cambiale, réveil antérieur à toute division (BROWN, 1915) et reconnaissable au gonflement des cellules (BROWN, 1915 ; PRIESTLEY, SCOTT & MALINS, 1932 ; LADEFOGED, 1952).

Etant donné, d'une part, la durée moyenne d'un cycle de division cellulaire calculée, d'après WILSON (1964), sur quelques arbres (K, 13, 8) de la population étudiée (1) (de l'ordre de 15 à 18 jours), d'autre part, le temps moyen nécessaire à la différenciation et à la lignification d'une cellule (qui est d'une dizaine de jours : cf. fig. 8), le réveil effectif de l'activité cambiale a toujours été fixé à environ un mois avant la date d'observation des premières cellules lignifiées. Mais il est possible qu'il ait été plus précoce encore, la durée du cycle de division étant en effet calculée à partir des données de la période de production cellulaire la plus active.

Il s'agit, dans tous les cas, du réveil effectif de l'activité

-
- (1) D'après WILSON, la durée d'un cycle de division cellulaire dans le cambium peut être déterminée à partir de la vitesse de formation des dérivés cambiaux et de la taille de la population radiale (file radiale de cellules cambiales). Partant des hypothèses 1°) que la taille d'une population radiale est constante et donc que la vitesse de production des dérivés est égale à la vitesse de division cellulaire, 2°) que toutes les cellules d'une population radiale se divisent à la même fréquence et donc que la vitesse d'une division cellulaire est le quotient du nombre de cellules de la population radiale par la longueur du cycle de division, *la longueur du cycle de division, quotient du nombre de cellules de la population radiale par la vitesse de division peut être déterminée.*

Dans les exemples choisis, la durée des cycles de division a été calculée pour les périodes qui, d'après les graphiques, présentaient des vitesses de division cellulaire constantes. Les valeurs de 15 et 18 jours obtenues donnent un ordre de grandeur (WILSON avance des durées de 10 jours chez *Pinus strobus* L.) mais elles sont certainement inférieures aux durées réelles des cycles, au moins pour le début de la période d'activité.

cambiale à une certaine hauteur de l'arbre (1).

★ Trois classes d'accroissement du nombre de cellules ont été distinguées, "faible", "moyen" et "important". La seule comparaison des périodes d'accroissement "important" s'est avérée significative. Ces classes sont définies à partir de l'accroissement quotidien moyen n du nombre de cellules pendant la période où s'accomplissent les 5 à 95% de l'accroissement total ; est "moyen" tout accroissement compris entre $10\ n/2$ et $30\ n/2$. Chaque classe d'accroissement est représentée sur le diagramme par un figuré caractéristique, valeurs limites et accroissements qu'elles définissent étant affectés du même figuré.

Il est évident que cet artifice, qui facilite l'analyse et permet les comparaisons en évitant de manipuler les données absolues, n'est pas d'un grand secours dans les cas extrêmes. C'est ainsi que si l'activité cambiale est généralement très faible ou très forte, très étalée ou très brève, la distinction des classes perd de sa signification et que le recours aux niveaux de production cellulaire ne peut être évité dans les comparaisons.

★ Pour faciliter l'analyse, des repères correspondant à 25, 50 et 75% du nombre total de cellules lignifiées ont été utilisés; ils figurent sur les diagrammes. Ont été arbitrairement fixées au centre des intervalles de dix jours, les dates où les pourcentages correspondaient à une valeur comprise entre les bornes de l'intervalle.

★ Pour la comparaison, entre les diverses séries de prélèvements, des dates de mise en place des différents pourcentages, des durées (en nombre de jours) des périodes écoulées entre ces différentes dates aussi bien que des nombres de cellules, un indice de dispersion relative ou coefficient de variation - rapport exprimé généralement sous

(1) Il a été démontré que les dates des premières divisions varient suivant la hauteur, plus précoces selon les espèces ou les individus d'une même espèce, soit à l'extrémité des troncs, soit à leur base (BROWN, 1915 ; PRIESTLEY, SCOTT & MALINS, 1932 ; LODIEWICK, 1925, 1928 et 1930 in LADEFOGED, 1952). Des prélèvements effectués le 9/4/1972 à différentes hauteurs des arbres jeunes étudiés ont montré que les premières cellules lignifiées étaient, de façon générale, plus nombreuses vers l'apex qu'à la base.

forme de pourcentage de l'écart-type à la moyenne : $V = \frac{100 \sigma}{\bar{x}} \%$ (LAMOTTE, 1962) - a été calculé (tableaux III, IV, V).

- Dans le cours de la mise en place des cernes, des phases temporaires de ralentissement, voire même d'arrêt de la production des cellules lignifiées ont été prises en considération lorsqu'une reprise représentant plus de 5% du nombre annuel total de cellules était postérieurement observée sur au moins deux décades contiguës.

En cas de ralentissement, la reprise a été comptée dès que se manifestait une accélération conduisant, sans discontinuité, à une production, sur dix jours, au moins double de celle de la phase de production minimum. Sa durée a été limitée à la date d'acquisition des 95% du nombre total de cellules, mais toutes les cellules produites jusqu'à 100% lui sont attribuées.

Le début des reprises de l'activité cambiale après des périodes d'arrêt ou de ralentissement temporaires est indiqué sur les diagrammes.

C. Analyse de l'activité cambiale

Les prélèvements répétés du cerne annuel ont été effectués au cours des années 1969, 1970 et 1971, sur un groupe de neuf arbres "jeunes" et sur un groupe de six arbres "vieux" (tableau II), suivant les modalités de prélèvements déjà exposées.

1. Activité cambiale des neuf arbres jeunes (A,B,F,H,K,L,M,P,Q) sondés suivant les orientations nord (A,B,F), est-sud-est (M,P,Q), ouest-sud-ouest (H,K,M) (1) (tableau II).

a. ANNEE 1969 (fig. 2 et 9, tableaux III, IV, V et VI)

α. Analyse de l'activité cambiale sur l'ensemble des arbres

★ Si l'on en juge par le nombre total de cellules lignifiées

(1) Au cours de l'exposé, la désignation de l'orientation du microsondage sur le tronc sera abrégée comme suit : nord = N, est-sud-est = ESE, ouest-sud-ouest = WSW.

mises en place au cours de l'année par chacun des arbres ($m = 102$; $V = 19,6\%$) (tableau III), l'activité cambiale a été importante, avec deux extrêmes : les arbres P (69 cellules) et M (140 cellules), les arbres A et Q présentant, à une cellule près, le nombre moyen.

★ La période nécessaire à l'acquisition des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a duré 145 jours en moyenne ($V = 18,3\%$), du 26 avril ($V = 4,3\%$) au 18 septembre ($V = 11,3\%$) (tableaux IV et V).

★ Etant donné les premières dates d'apparition des cellules lignifiées (intervalle 1-11 avril pour l'arbre P, intervalle 11-21 avril pour les huit autres arbres), la date du départ effectif de l'activité cambiale remonte environ à la mi-mars.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules pour toute la période d'activité cambiale se sont pour la plupart produites au cours du mois d'avril (aux environs du 11 avril pour les arbres F, L & Q, du 21 avril pour les arbres A, B, H, L & M). Sur l'arbre L, l'accélération maximum s'est manifestée jusqu'aux environs du 1er mai. Sur l'arbre P, elle a eu lieu aux environs du 30 juin, sur l'arbre K aux environs du 28 septembre, au cours d'une reprise automnale d'activité (1).

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité pour l'ensemble des arbres ($m = 3,3$ cellules) a eu lieu aux environs du 21 avril.

★ Le déroulement de l'activité cambiale s'est effectué suivant deux modes distincts, soit continu (arbres A, F, L, M, P), soit discontinu (arbres B, H, K, Q) interrompu par une phase provisoire de ralentissement (H, Q) ou d'arrêt (B, K) se situant entre fin juillet et fin septembre (centrée sur août : Q ; fin août et début septembre : H ; août et septembre : B ; fin juillet, août et début septembre : K). Ces phases sont contemporaines de la fin de l'activité cambiale des autres arbres.

★ Après les phases de ralentissement ou d'arrêt, les reprises de l'activité cambiale (tableau VI) (4 sur le groupe des 9 arbres) ont

(1) Pour cet arbre l'accélération maximum dans la période antérieure à la reprise (d'importance inférieure à celle de la reprise) a eu lieu aux environs du 20 juin.

duré en moyenne 31 jours. Elles ont été plus ou moins importantes. Il en est résulté 11,4% (H), 14,2% (B), 23,3% (Q) et jusqu'à 31,2% (K) (1) du nombre total de cellules formées dans la saison de végétation (en moyenne sur les 9 arbres : 8,9% de ce nombre), le nombre moyen de cellules qu'elles représentent sur les 9 arbres étant égal à 9. Elles se sont produites sur la fin d'août et une grande partie de septembre (Q), septembre (H) ou octobre essentiellement (B et K). Leurs débuts se répartissent sur un mois, du 19 août au 18 septembre.

★ La période d'accroissement important a eu lieu dans l'intervalle défini par le début de mai et la fin de juillet. Elle est marquée par un léger fléchissement - répété sur trois arbres (B, H, M) - dans les dix premiers jours de juin. Mention spéciale doit être faite de l'arbre K qui a aussi connu une période d'accroissement important sur la fin de septembre et le début d'octobre (1) et des arbres F, L et Q qui sont totalement dépourvus d'une telle période.

★ On peut situer en moyenne au 25 mai ($V = 3,6\%$) et au 26-27 juin ($V = 3,4\%$) le moment où 25 et 50% du nombre total de cellules lignifiées ont respectivement été atteints pour l'ensemble des arbres (tableau IV). Le taux de 75% a été atteint, abstraction faite de l'arbre K (le plus aberrant), en moyenne le 26 juillet ($V = 5,4\%$), arbre K compris, en moyenne le 2-3 août ($V = 11,7\%$).

Des périodes sensiblement égales (29 jours, $V = 13,3\%$; 32 jours, $V = 19,1\%$; 31 jours, $V = 28,1\%$ K exclus, ou 37 jours, $V = 57,4\%$ K compris) ont été en moyenne nécessaires pour l'édification respective des 5 à 25%, 25 à 50%, 50 à 75% du nombre total de cellules lignifiées (tableau V).

La comparaison des coefficients de dispersion de ces durées montre cependant que la durée de la période 5-25% a été la moins variable pour l'ensemble des arbres.

-
- (1) L'importance de la reprise de l'activité cambiale chez cet arbre doit être considérée avec circonspection car, s'il n'est pas douteux que cette reprise ait eu lieu puisque, d'une part, elle s'observe chez d'autres arbres et que, d'autre part, dans le prélèvement du 27 septembre sur cet arbre se signalent des cellules à grande lumière à la limite externe des cellules lignifiées, son exacte estimation est difficile en raison des grandes variations du nombre de cellules lignifiées observées entre les différentes carottes prélevées à cette période (fig. 2 A).

Les 75 à 95% du nombre total de cellules lignifiées sont apparus sur une période en moyenne plus longue que les précédentes : 49 jours, K exclu ($V = 53,9\%$), 46 jours, K compris ($V = 58,0\%$) (1). Le coefficient de dispersion des durées de cette période est élevé et le reste même si l'on exclut, séparément ou ensemble, l'arbre K (le plus aberrant quant à la durée de la période 50-75%) et l'arbre B (le plus aberrant quant à la durée de la période 75-95%).

Il n'existe pas de différence significative entre les arbres (2) lorsque la durée de chacune des périodes précédentes est prise comme élément de comparaison, mais il en existe une par contre (probabilité inférieure à 0,02) lorsque les dates de mise en place de chacun des pourcentages sont considérées, l'arbre P étant caractérisé par les dates toujours les plus précoces, l'arbre K par les dates les plus tardives (dans l'ordre : P, F, A, M, B, H, L, Q, K).

★ Il est à noter que des arbres dont la production annuelle a été plus ou moins différente peuvent présenter des séries de nombres quasi identiques, date après date, durant des périodes plus ou moins longues (P et L du 1er au 21 mai ; A, B et F du 21 avril au 20 juillet).

β. Analyse de l'activité cambiale sur les trois orientations suivant lesquelles les arbres ont été sondés

★ Le nombre total moyen de cellules formées a été quasi identique sur les trois orientations (N très légèrement inférieur) (tableau III).

★ La durée de mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été quasi identique sur N et ESE, légèrement plus longue sur WSW (tableau V).

(1) Si la constitution des 1 à 25% et des 75 à 100% du nombre total de cellules lignifiées était envisagée, les durées seraient évidemment beaucoup plus importantes que celles qui sont évaluées : 1 à 25% = 45 jours, 75 à 100% = 83 jours (K exclu), 78 jours (K compris).

(2) Application du test de FRIEDMAN, *in* WEBER, 1967.

★ La date d'apparition des premières cellules lignifiées la plus précoce figure sur l'orientation ESE.

★ Il n'existe aucune différence entre les trois orientations de la date (21/4) où se situe l'accélération moyenne maximum de la mise en place des cellules. La valeur de cette accélération est voisine sur les trois orientations ESE (3,6 cellules), N (3,3 cellules) et WSW (3,0 cellules).

★ Aucune prédisposition à l'arrêt ou au ralentissement estival ne peut être reconnue à une orientation particulière.

★ La reprise automnale d'activité (tableau VI) a été plus fréquente sur l'orientation WSW (2 arbres sur 3) que sur ESE et N (1 arbre sur 3), sa durée quasi identique sur les trois orientations. Le nombre absolu de cellules qu'elle comprend ainsi que son importance vis-à-vis du nombre total annuel moyen est nettement inférieur sur N à celui des deux autres orientations, peu différentes l'une de l'autre pour ces deux mêmes caractères. Elle a été plus précoce sur ESE (deuxième quinzaine d'août et septembre).

★ La période globale d'activité cambiale importante a débuté en moyenne plus précocement sur N que sur ESE et WSW. Elle a été légèrement plus courte à l'WSW qu'à l'ESE et au N ; WSW seul est marqué par une période de ce type au cours de la reprise. Un ralentissement fugace dans la première décade de juin et l'absence d'activité cambiale importante marquent également chacune des orientations.

★ La date de mise en place de chacun des cinq pourcentages de cellules considérés tout au long de la période d'activité cambiale (tableau IV) a régulièrement été plus tardive sur l'orientation WSW que sur les deux autres, l'écart se creusant surtout pour les dates de mise en place des 75 et 95% (1). Les dates les plus précoces ont caractérisé tantôt l'orientation ESE (5%, 25% et 95%), tantôt l'orientation N (50 et 75%).

★ Sur l'orientation N c'est la période 75-95% qui a eu la plus longue durée, les trois périodes précédentes ayant entre elles des durées voisines et nettement inférieures (tableau V). Sur l'orientation ESE

(1) Avec l'exclusion de l'arbre K, la date moyenne de mise en place des 75% devient quasi identique sur ESE et WSW mais reste toujours plus tardive que sur N.

c'est encore cette période 75-95% qui a été la plus longue bien que voisine des deux périodes précédentes, la période 5-25% étant nettement la plus courte. Sur l'orientation WSW, la période la plus longue a été celle des 50-75%, la plus courte celle des 5-25% suivie de près par celle des 25-50% (1).

Les durées de mise en place des 25-50 et 50-75% du nombre total de cellules ont été les plus courtes sur l'orientation N, celle des 75-95% sur l'orientation WSW (2), les durées les plus longues de ces trois périodes ayant intéressé, pour la période 25-50% l'orientation ESE, pour la période 50-75% l'orientation WSW (3), pour la période 75-95% l'orientation N (4). La durée de mise en place des 5-25% a été identique sur N et WSW, quasi identique sur ESE.

★ Il est remarquable enfin que la croissance ait été le plus longtemps régulière sur l'orientation N, à la similitude des séries de nombres de cellules entre les trois arbres s'ajoutant celles des dates de mise en place des 5 et 25%.

b. ANNEE 1970 (fig. 3 et 10, tableaux III, IV, V et VI)

α. Analyse de l'activité cambiale sur l'ensemble des arbres

★ Le nombre total moyen de cellules lignifiées formées au cours de l'année 1970 (tableau III) a été de 52 cellules ($V = 27,7\%$), les deux extrêmes étant représentés par les arbres F et P (avec respectivement 28 et 32 cellules) et l'arbre B (74 cellules). K et M présentent des nombres moyens.

-
- (1) Avec l'exclusion de K, la période la plus longue devient celle de la mise en place des 75-95%, la durée de la période 50-75% s'alignant alors sur celle des deux périodes précédentes.
 - (2) K exclu, c'est sur ESE que se trouve reportée cette durée.
 - (3) ESE avec l'exclusion de K.
 - (4) L'exclusion de K ne changeant rien à cet ordre.

★ La durée de la période nécessaire à l'acquisition des 5 à 95% de ce nombre a été de 108 jours en moyenne ($V = 33,1\%$), du 21 avril ($V = 6,1\%$) au 7-8 août ($V = 14,9\%$) (tableaux IV et V).

★ Les premières cellules lignifiées apparaissant dès la période du 1er au 11 avril (dans quatre arbres sur neuf : B, F, L, Q), la reprise effective de l'activité cambiale, préalable à toute différenciation, s'est certainement déclenchée début mars.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules sur toute la période d'activité cambiale se sont pour la plupart produites au cours du mois d'avril (aux environs du 1er avril sur l'arbre B, du 11 avril sur l'arbre F, du 21 avril sur les arbres A, B, H & M). Les arbres K, L et Q les présentent début mai (K), mi-mai (L) et fin mai (Q). Dans le cas de l'arbre L, elles ont eu lieu aussi mi-août, au cours d'une période de reprise d'activité. L'arbre P se distingue de tous les autres par l'absence de toute accélération de ce type.

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité pour l'ensemble des arbres (1,8 cellules) a eu lieu aux environs du 21 avril.

★ Trois arbres (B, L, Q) ont eu une activité cambiale discontinue, avec une phase de ralentissement (Q) ou d'arrêt plus ou moins bref (B et L) de début juillet à fin août (fin juillet : Q ; juillet et début août : L ; fin août : B) au moment où les six autres arbres étaient déjà au repos (A, F, K) ou se trouvaient à l'extrême fin de leur croissance (H, M, P).

★ Les reprises (tableau VI) - 3 sur le groupe des 9 arbres, d'une durée moyenne de 33 jours - ont représenté respectivement 14,0% (L), 18,9% (B) et 20,3% (Q) du nombre total de cellules lignifiées formées par chacun des arbres (en moyenne sur les 9 arbres : 6,4% de ce nombre), le nombre moyen de cellules qu'elles représentent pour les 9 arbres étant égal à 4.

Elles se situent en août (L), en août et début septembre (Q) ou en septembre et début octobre (B). Leurs débuts se distribuent sur un mois, du 30 juillet au 29 août.

★ Les périodes d'activité cambiale importante se sont produites

de début mai - et même de fin avril pour l'arbre B - à début juillet. Les arbres A, F et K ne présentent pas d'activité de ce type. Au cours de cette période on note sur le seul arbre Q un fléchissement très léger aux environs du 15 juin.

★ Les dates moyennes d'apparition des 25%, 50% et 75% du nombre total des cellules lignifiées se situent les 15 mai ($V = 5,6\%$), 5 juin ($V = 7,5\%$) et 28 juin ($V = 9,7\%$) (tableau IV).

Les durées moyennes des périodes de mise en place des 5 à 25, 25 à 50 et 50 à 75% du nombre total de cellules ont été presque identiques (24 jours : $V = 34,3\%$; 21 jours : $V = 28,4\%$; 23 jours : $V = 41,2\%$), la durée de la période 25 à 50% étant la moins variable des trois entre les arbres (tableau V).

La période pendant laquelle se sont mis en place les 75 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été en moyenne presque deux fois plus longue que chacune des trois autres. Elle a duré 40 jours en moyenne mais son coefficient de variation élevé (53,1%) dénote des fluctuations importantes entre les arbres.

Il apparaît que les arbres sont significativement différents les uns des autres en ce qui concerne l'ensemble des durées précédentes (probabilité inférieure à 0,05), B se distinguant par des durées qui se classent toujours parmi les plus élevées, K parmi les plus faibles (par ordre croissant : K, M-F, A, P, H-L, Q, B). Ils sont aussi significativement différents en ce qui concerne les dates de mise en place de chacun des pourcentages considérés dans l'intervalle 5-95% (probabilité inférieure à 0,01), mais ici l'ordre devient : F, K, M, L, H, P, B, A, Q, F étant caractérisé par des dates toujours parmi les plus précoces, Q par des dates toujours parmi les plus tardives.

★ Présentent une série quasi identique de nombres de cellules, les arbres K et M du 11 avril au 20 juin, H et L du 21 avril au 30 juin, A et Q du 1er mai au 20 juillet.

β . Analyse de l'activité cambiale sur les trois orientations suivant lesquelles les arbres ont été sondés (fig. 3 et 10, tableaux III, IV, V et VI).

★ Le nombre total moyen de cellules formées a été identique sur N et WSW, peu différent sur ESE (tableau III).

★ La durée de mise en place des 5 à 95% des cellules a été légèrement plus courte sur l'orientation WSW que sur les deux autres où elle a été quasi identique (tableau V).

★ Les premières cellules lignifiées ne sont pas apparues en moyenne plus précocement sur une orientation que sur une autre.

★ L'accélération moyenne maximum de la mise en place des cellules se situe au cours de la même décade (centrée sur le 21/4) pour les trois orientations. Pour WSW elle se prolonge sur la décade suivante. Sa valeur absolue est peu différente entre les orientations N d'une part (1,6 cellules), ESE et WSW d'autre part (2 cellules). Le seul cas d'absence de toute accélération maximum se situe sur ESE.

★ Le seul cas de ralentissement précédant les reprises se situe également sur ESE.

★ Il y a eu le même nombre de reprises par orientation au cours de l'année (tableau VI). Il est remarquable que la plus faible, tant par sa durée que par le nombre de cellules absolu ou relatif, se trouve sur l'orientation WSW. Les reprises de N et ESE sont quasi identiques entre elles pour ces mêmes caractères ; sur ESE et WSW elles ont été quasi contemporaines (août) et plus précoces que celles de N.

★ L'activité cambiale importante, présente sur chacun des arbres sondés suivant ESE, fait défaut dans un cas sur trois sur WSW, dans deux cas sur N. Elle a débuté en moyenne plus tôt sur N que sur ESE et WSW et pour ces deux orientations, un peu plus tôt sur WSW que sur ESE. Sa durée totale sur l'ensemble des trois arbres sondés par orientation est plus courte sur WSW que sur N et ESE. Un ralentissement léger et fugace à la mi-juin, en pleine période d'activité importante, marque l'un des arbres sondés suivant ESE.

★ La date de mise en place des 50, 75 et 95% du nombre total de cellules lignifiées a été plus précoce sur l'orientation WSW, la date

la plus tardive se trouvant soit sur ESE (50%), soit sur les deux orientations restantes qui présentent alors des dates identiques (95%) ou quasi identiques (75%) entre elles (tableau IV). Les dates de mise en place des 5 et 25% n'ont pas été très différentes entre les trois orientations, mais il s'avère que N dans un cas (5%), N et WSW dans l'autre (25%) présentent les dates les plus précoces de mise en place de ces pourcentages. La date de mise en place des 5% a été identique sur ESE et WSW.

Qu'il s'agisse de l'orientation N, ESE ou WSW, la durée de la période 75-95% a été la plus longue des quatre périodes distinguées dans l'intervalle 5-95% (tableau V). Les trois autres périodes ont toujours été de durée voisine, quelle que soit l'orientation, la plus courte étant cependant sur N la période 25-50%, sur ESE la période 50-75%, période la plus courte aussi sur WSW avec la période 25-50%.

Il est remarquable que chacune des périodes 5-25, 25-50 et 75-95% ait eu une durée voisine entre les trois orientations, la différence étant plus accusée pour la période 50-75%. La durée de chacune des périodes précédentes a toujours été la plus courte sur l'orientation WSW, celle de la dernière (75-95%) l'étant à la fois sur WSW et N. C'est sur N que la période 50-75% a été la plus longue.

★ Deux séries de nombres de cellules identiques entre arbres distincts caractérisent l'orientation WSW.

c. ANNEE 1971 (fig. 4 et 11, tableaux III, IV, V et VI)

α. Analyse de l'activité cambiale sur l'ensemble des arbres

★ Le nombre total de cellules lignifiées formées au cours de l'année 1971 (tableau III) a été de 86 cellules en moyenne ($V = 23,8\%$), les arbres K (62 cellules), P (64 cellules) et M (128 cellules) présentant les deux extrêmes, Q la moyenne.

★ Il a fallu 150 jours en moyenne ($V = 12,8\%$) - du 22-23 avril ($V = 3,8\%$) au 20 septembre ($V = 6,3\%$) - pour que se mettent en place les 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées (tableaux IV et V).

★ Les premières cellules lignifiées étant apparues au cours de la période du 1er au 11 avril dans 4 arbres (A, L, M, Q) sur 9, le départ effectif de l'activité cambiale a probablement eu lieu début mars, comme en 1970.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules sur toute la période d'activité cambiale se sont produites au cours du mois d'avril et début mai (1/4 : A et Q, 21/4 : A, M et P, 1/5 : B, F, H et K), mais des arbres, en plus grand nombre qu'en 1969 et 1970, les présentent aussi courant mai (11/5 : A ; 21/5 : M ; 31/5 : A), juin (10/6 : A et Q ; 30/6 : F), août (9/8 : M) et septembre (8/9 : L). L'accélération maximum présentée en août et septembre par les arbres L (1) et M a eu lieu au cours d'une reprise de l'activité cambiale.

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité pour l'ensemble des arbres ($m = 2,4$ cellules) a eu lieu aux environs du 1er mai.

★ L'activité cambiale s'est dans tous les cas déroulée de façon discontinue, avec une phase provisoire de ralentissement plus ou moins prononcé (arbres B, F, H, M) ou d'arrêt (arbres A, K, L, P, Q). Dans 8 cas sur 9, ces phases se sont localisées sur les mois de juillet et août (deuxième quinzaine de juillet : H, K ; juillet et début août : B ; deuxième quinzaine de juillet et début août : M, P ; août : L, Q ; deuxième quinzaine de juillet et août : A). Dans le neuvième (F), un ralentissement a eu lieu au début du mois de juin (2), le repos ou le ralentissement estival provisoire n'intervenant pas et l'accroissement du nombre total de cellules lignifiées s'achevant dès la fin du mois d'août.

★ Les reprises de l'activité cambiale (tableau VI) (8 sur le groupe des 9 arbres) en août et/ou septembre - et dans un cas (A) en septembre et octobre - ont été à l'origine de 10,7 à 34,3% du nombre total de cellules lignifiées formées par chaque arbre dans l'année

-
- (1) Dans ce cas, l'accélération maximum de la période antérieure à la reprise (d'importance inférieure à celle de la reprise) se situe le 1er avril.
- (2) L'arbre P présente un fléchissement dans l'accroissement du nombre de cellules fin mai, mais il s'agit d'un phénomène discret.

(21,8% en moyenne pour les 9 arbres). Avec une période de forte activité au cours de la reprise, l'arbre L, comme l'arbre K en 1969, occupe une position à part (1).

Ces reprises ont duré en moyenne 43 jours. Elles représentent 10 cellules en moyenne pour les 9 arbres. Leurs débuts se répartissent entre le 30 juillet et le 29 août.

★ Tous les arbres sans exception ont connu une activité cambiale importante au cours des mois de mai, juin et juillet, généralement en une période continue et sur deux périodes pour F et P. L'arbre L se singularise par une seconde période de forte activité en septembre, au cours de la reprise.

★ Les durées requises pour la mise en place des 5 à 25% et 25 à 50% du nombre total de cellules lignifiées ont été en moyenne de 27 et 29 jours ($V = 36,3$ et $24,6\%$), les dates moyennes des 25 et 50% se situant les 19 mai ($V = 5,0\%$) et 17-18 juin ($V = 5,7\%$) (tableaux IV et V).

Les durées nécessaires à la mise en place des 50 à 75% (date moyenne de mise en place des 75% : 3 août, $V = 9,3\%$) et 75 à 95% ont été, elles aussi, en moyenne, égales entre elles (47 et 48 jours) mais différentes des deux périodes précédentes. Leur coefficient de dispersion est élevé (55,4 et 49,9%).

Parmi les quatre périodes considérées, c'est encore la durée de la période 25-50% qui, comme en 1970, a varié le moins entre les arbres.

Les arbres, comparés sur la base des durées précédentes et des dates de mise en place des différents pourcentages, ne diffèrent pas significativement les uns des autres, à l'inverse de ce qui s'est produit en 1969 et en 1970.

★ Les arbres A et H présentent une série de nombres de cellules à peu près identique du 1er mai à la fin juillet, les arbres F et P du 11 avril au 10 juillet, K et P du 11 avril au 20 juin.

(1) Si l'importance exacte et la durée de la reprise de cet arbre peuvent être discutées, l'existence même de cette reprise ne peut être mise en doute car elle est bien attestée par les prélèvements du 7 et surtout du 29 septembre 1971 (cf. p. 17).

β . Analyse de l'activité cambiale sur les trois orientations suivant lesquelles les arbres ont été sondés (fig. 4 et 11, tableaux III, IV, V et VI).

★ Le nombre moyen de cellules formé au cours de l'année (tableau III) a été identique sur N et WSW, légèrement inférieur au nombre de cellules formé sur ESE.

★ La durée de mise en place des 5-95% du nombre total de cellules a été presque la même pour les trois orientations (tableau V).

★ La mise en place des premières cellules lignifiées semble avoir été légèrement plus précoce sur ESE que sur les deux autres orientations où elle s'est faite en moyenne à la même date.

★ L'accélération moyenne maximum de la mise en place des cellules se situe environ une décade plus tôt sur ESE (centrée sur le 21/4) que sur N et WSW (centrée sur le 1/5). Sa valeur absolue est très élevée sur l'orientation N (4,3 cellules) (1), moins élevée et voisine sur les orientations ESE et WSW (2,3 et 2,0 cellules). Il est remarquable qu'une telle accélération se retrouve au début du mois de septembre sur la seule orientation WSW (1).

★ Le ralentissement ou l'arrêt estival de l'activité cambiale ne caractérise pas une orientation particulière.

★ Le seul arbre à ne pas avoir présenté de reprise est un arbre sondé suivant la direction N (tableau VI). Il n'existe pas de différence notoire du nombre de cellules moyen absolu et relatif des reprises entre les trois orientations, mais il s'avère par contre que la durée des reprises a été nettement plus élevée au N qu'à l'ESE et à l'WSW où des durées très voisines l'une de l'autre sont enregistrées. Les reprises ont été à peu près contemporaines sur les trois orientations quoique un peu plus tardives sur N (avec empiètement sur octobre).

★ Une activité cambiale importante caractérise sans exception chacune des orientations. Elle a débuté en moyenne plus tôt sur l'orien-

(1) Les croissances assez exceptionnelles de l'arbre B (orientation N) d'une part, et de l'arbre L (orientation WSW), d'autre part, sont à l'origine de la très forte valeur de ce maximum sur l'orientation N et de l'accélération moyenne maximum tardive sur l'orientation WSW.

tation N que sur ESE et WSW, peu différentes en ce qui concerne cette date. Elle s'est manifestée durant une période quasi identique sur les trois orientations. Dans la période marquée par ce type d'activité, N et ESE accusent une phase de ralentissement plus ou moins prononcée fin mai (ESE) ou début juin (N) ; il n'y en a pas sur WSW. Il est remarquable que sur WSW seulement une activité importante se manifeste encore au cours de la reprise automnale.

★ Pour une date de mise en place des 5 ou 95% peu différente entre les trois orientations, quoique légèrement plus tardive au N qu'à l'ESE et l'WSW (tableau IV), les dates de mise en place des 25, 50 et 75% ont toujours été plus précoces sur l'orientation N, ces dates étant alors soit quasi identiques entre ESE et WSW (50%) et plus tardives que sur N, soit les plus tardives sur ESE (25%) ou sur WSW (75%).

Sur l'orientation N, la durée de mise en place des 75 à 95% a été la plus longue des quatre périodes considérées dans l'intervalle 5-95%, celle des 5-25% la plus courte (tableau V). Sur chacune des orientations ESE et WSW, c'est la période 50-75% qui a été la plus longue (la durée de cette période étant suivie de près sur ESE par la période 75-95%). La période la plus courte a été sur ESE la période 25-50%, sur WSW, comme sur N, la période 5-25%.

La plus courte durée de chacune des périodes 5-25, 25-50 et 50-75% se situe sur l'orientation N, la plus longue sur ESE (5-25%) ou sur WSW (25-50 et 50-75%). A l'inverse de ces deux dernières périodes, la plus longue durée de la période 75-95% se situe sur N, la plus courte sur WSW.

★ Il n'existe pas de séries de nombres de cellules identiques communes aux arbres sondés suivant une même orientation.

d. Comparaison de l'activité cambiale des neuf arbres jeunes au cours des années 1969, 1970 et 1971 (fig. 15, tabl. III à VII).

α . Rôle des facteurs "arbre" et "orientation"

Il a d'abord été procédé à la recherche de l'influence

contraignante possible du facteur "arbre" et du facteur "orientation" sur l'activité cambiale au cours des trois années, puis à la recherche de l'influence du facteur "année".

La comparaison des arbres entre eux et des orientations suivant lesquelles ils ont été sondés, sur la base de la plupart des termes chiffrables des analyses précédentes, repose sur des tests de Friedman (1). Elle a donné les résultats suivants.

Il apparaît que les arbres (tableau VII) ont différé *significativement* sur l'ensemble des trois années par le nombre annuel total de cellules formées, leur classement par ordre croissant de production cellulaire s'établissant de la façon suivante ; P, F, K, L, Q, A-B, M, H. Ce classement est indépendant de leur groupement sur le terrain (cf. fig. 1), comme il est indépendant des orientations suivant lesquelles ils ont été sondés.

Aucune autre différence significative entre les arbres, tant en ce qui concerne la durée des diverses périodes envisagées au cours de la mise en place du cerne et les dates limites de ces périodes que les grands traits de l'activité cambiale même (tableau VII) ne peut être mise en évidence pour l'ensemble des trois années. Le facteur "arbre" ne semble donc pas avoir eu une action contraignante sur l'activité cambiale.

Le facteur "orientation" ne semble pas avoir exercé non plus de dominance sur l'activité cambiale, les orientations (tableau VII) ne présentant de différence significative entre elles sur aucun des termes de l'analyse pour l'ensemble des trois années.

β . Rôle du facteur "année"

La recherche du rôle du facteur "année" n'a pu s'appuyer sur des tests statistiques, l'indépendance intrinsèque des cernes de ces

(1) Ce test suppose l'indépendance intrinsèque des termes comparés pour être appliqué. Il a pu être ici employé pour les orientations en raison du mode même de prélèvement des carottes qui a consisté à réaliser la série annuelle de sondages sur une seule orientation (N, ESE ou WSW) par arbre.

années ne pouvant pas être présupposée. Elle a donc été faite sur les valeurs relatives de chacun des termes de l'analyse qui ont été considérés, valeurs qui, parfois, ne présentent pas de variations très importantes entre elles et qui, si le test de Friedman avait pu être appliqué, n'auraient peut-être pas été significativement différentes.

Mais il est apparu que la caractérisation d'une année tenait plus à tout un réseau d'éléments plus ou moins diversement présentés par les individus - et donc parfois peu marqués sur l'ensemble, mais non moins réels - qu'à des différences bien tranchées sur l'ensemble des arbres, plus rares et par là même non exhaustives de la diversité des années comparées.

Dans la comparaison des variations de l'activité cambiale entre années (1), chacun des termes des analyses précédentes a été considéré pour l'ensemble des prélèvements effectués et pour chacune des orientations.

1°) *Comparaison de l'activité cambiale des trois années sur l'ensemble des prélèvements.*

1/ Le nombre total moyen de cellules lignifiées formées au cours de l'année (tableau III) a été faible en 1970 (52 cellules) par rapport à celui de 1969 (102 cellules) et à celui de 1971 (86 cellules). Les nombres de cellules produites en 1970 et en 1971 représentent respectivement 51% et 60% du nombre de cellules produites en 1969.

Le coefficient de variation de ce nombre, calculé sur l'ensemble des arbres chaque année, est plus important en 1970 (27,7%) et en 1971 (23,8%) qu'en 1969 (19,6%).

Introduisant une différence tant dans la moyenne du nombre total de cellules que dans la dispersion de ce nombre parmi les arbres, le facteur année apparaît comme dominant le facteur arbre déjà examiné ci-dessus.

Au total, en ce qui concerne les neuf arbres jeunes, l'année 1970 se distingue nettement des deux autres.

(1) Pour cette comparaison, les cas exceptionnels signalés lors de l'analyse n'ont pas été exclus.

2/ L'année 1970 se distingue aussi par la durée moyenne de la période requise pour la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées (tableau V) : 108 jours contre 145 jours en 1969 et 150 jours en 1971, soit, pour une date moyenne d'apparition des 5% de cellules lignifiées quasi identique au cours des trois années (21 au 26 avril) (tableau V) une avance d'une quarantaine de jours de la fin de la période d'activité cambiale.

Le coefficient de variation de cette durée calculé chaque année sur l'ensemble des arbres est le plus élevé en 1970, comme d'ailleurs celui des dates limites.

3/ Chaque année le départ effectif de l'activité cambiale peut être situé au mois de mars, mais quelques jours plus tard en 1969 que dans les deux autres années, à en juger par le petit nombre d'arbres présentant cette année là des cellules lignifiées dès les premiers jours d'avril.

4/ Pour les trois années, les accélérations maximums de la mise en place des cellules sur toute la période d'activité cambiale se sont pour la plupart produites au cours du mois d'avril et au tout début du mois de mai. Quelques unes, rares, mais un peu plus nombreuses en 1971 qu'en 1969 et 1970, ont eu lieu courant mai et/ou juin. Quelques autres en 1969 et 1971 ne sont intervenues qu'au cours des reprises de fin d'été ou de début d'automne. Il n'y en a pas eu sur un arbre en 1970.

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité cambiale pour l'ensemble des arbres s'est produite aux environs du 21 avril en 1969 et en 1970, une dizaine de jours plus tard en 1971. Elle atteint sa plus forte valeur en 1969 (3,3 cellules), sa plus faible en 1970 (1,8 cellules); elle est de 2,4 cellules en 1971.

5/ Dans l'activité cambiale il y a eu partage entre les modes continu et discontinu en 1969 et en 1970, 1971 se caractérisant par contre par la quasi constance du mode discontinu.

Les fréquences des arrêts temporaires et des ralentissements ont été à peu près identiques entre elles en 1969 et en 1971. En 1970, on note une très légère indication en faveur d'une prédominance des arrêts temporaires.

Arrêts et ralentissements ont correspondu, quelle que soit l'année, à la fin de la période d'activité cambiale importante des arbres sans reprise. Ils ont été dans leur ensemble plus précoces en 1971 qu'en 1969 caractérisant en effet en 1971 la deuxième moitié de juillet et début août, en 1969 août et début septembre. En 1970 ils sont centrés sur fin juillet comme en 1971 et, accessoirement, fin août comme en 1969.

6/ Les reprises de l'activité cambiale (fig. 15, tableau VI) ont été beaucoup plus nombreuses en 1971 qu'en 1969 et qu'en 1970. Leur durée moyenne d'une part, leur importance relative vis-à-vis du nombre total de cellules formées et leur importance absolue d'autre part, ont été aussi beaucoup plus grandes en 1971. 1970 se distingue de 1969 par le plus petit nombre de cellules relatif et absolu mais ne diffère guère de cette dernière année par la fréquence des reprises et leur durée moyenne.

Au cours des trois années, les reprises ont concerné les mois d'août, septembre et octobre. Leurs débuts se sont étalés sur un mois environ. Elles ont été dans l'ensemble plus précoces en 1970 et en 1971 qu'en 1969, recouvrant essentiellement les mois d'août et septembre au cours de ces deux années, septembre et octobre en 1969.

7/ Une activité cambiale importante s'est manifestée durant une période plus courte en 1970 qu'en 1969 et 1971, de début mai à début juillet au lieu de début mai à fin juillet. Elle a pu avoir lieu encore au cours des reprises en 1969 et en 1971 ou manquer totalement sur certains arbres en 1969 et en 1970.

La période durant laquelle elle se situe a été marquée par de légers ralentissements, un peu plus nombreux en 1969 qu'en 1970 et 1971, centrés sur fin mai et début juin.

8/ ★ Les dates moyennes de mise en place des 5, 25 et 50% du nombre total de cellules lignifiées ont toujours été un peu plus tardives en 1969 qu'en 1970 et 1971 (tableau IV). Au cours de ces deux dernières années, elles ont tantôt été peu différentes l'une de l'autre (dates des 5 et 25%), tantôt bien distinctes (dates des 50%). Quel que soit le

cas, 1970 présente toujours la date la plus précoce des trois années. Les dates moyennes de mise en place des 75% et 95% du nombre total de cellules se situent environ un mois plus tôt en 1970 qu'en 1969 et 1971 où elles sont quasi identiques entre elles.

Pour chacune des dates de mise en place des 5, 25, 50 et 95%, le coefficient de dispersion le plus élevé est celui de 1970, le coefficient de dispersion le plus élevé des 75% se situant en 1969. Le coefficient de dispersion le plus faible des dates de mise en place des pourcentages précédents se trouve soit en 1969 (dates des 25 et 50%) soit en 1971 (dates des 5, 75 et 95%).

En 1969 et en 1971, les dates de mise en place des 75% présentent le coefficient de dispersion le plus élevé ; en 1970 ce sont les dates de mise en place des 95%. Présentent alors le coefficient de dispersion le plus faible, en 1969, les dates de mise en place des 50%, en 1970 celles des 25%, en 1971 celles des 5%.

★ L'examen de la durée de chacune des quatre périodes au cours des trois années révèle que les durées les plus courtes se situent toujours en 1970, les plus longues se trouvant pour les périodes 5-25 et 25-50% en 1969, 50-75 et 75-95% en 1971.

Une comparaison de la durée moyenne des périodes nécessaires à la mise en place des 5 à 25%, 25 à 50%, 50 à 75% et 75 à 95% du nombre total de cellules lignifiées entre les trois années montre que la période 75-95% a toujours été la plus longue des quatre (tableau V), et qu'en 1971 seulement, la durée de la période 50-75% se rapproche de cette dernière.

La dispersion la plus faible de la durée de chacune des périodes 5-25 et 25-50% caractérise 1969, la dispersion la plus forte se situant pour la période 5-25% en 1971, et pour la période 25-50% en 1970. Pour les périodes 50-75 et 75-95%, la dispersion la plus forte est celle de 1969, la plus faible pour la période 50-75% étant celle de 1970, pour la période 75-95% celle de 1971.

La dispersion de ces durées entre les arbres est toujours la plus forte pour la période 75-95% quelle que soit l'année, la plus

faible pour la période 5-25% en 1969, 25-50% en 1970 et en 1971.

★ Enfin, si l'on considère les résultats obtenus chaque année à l'issue de la comparaison des arbres sur l'ensemble des dates de mise en place des différents pourcentages et de la durée des périodes qu'ils délimitent, on constate qu'il existe une différence entre les trois années. Aucune différence n'existe en effet entre les arbres en 1971, alors qu'en 1969 et 1970 il en existe une concernant les dates - mais n'établissant pas le même classement des arbres - et qu'en 1970 il s'en ajoute une intéressant les durées.

9°) Quelle que soit l'année, des séries de nombres quasi identiques se retrouvent entre quelques arbres (jamais les mêmes d'une année à l'autre) sur des périodes de longueur comparable.

En conclusion, il apparaît que très peu d'évènements de la période d'activité cambiale ont des caractéristiques communes aux trois années. Seuls peuvent être cités pour mémoire : la date du début de la période d'activité cambiale importante et l'étalement des débuts des reprises sur environ un mois.

Pour tous les autres évènements sont décelées des différences entre les trois années.

L'année 1969 est marquée par le retard sur les deux autres années de la plupart des phénomènes distingués au cours de la période d'activité cambiale. Le nombre total de cellules mises en place au cours de cette période, comme la valeur des accélérations moyennes maximums, y sont les plus élevés. La dispersion du nombre total de cellules parmi les arbres y est la plus faible.

L'année 1970 se distingue des deux autres années par les plus courtes durées des diverses périodes distinguées et par la mise en place des plus faibles nombres de cellules (nombre total, nombre formé au cours des reprises, accélération moyenne maximum).

La dispersion entre les arbres des dates de mise en place des différents pourcentages, comme du nombre de cellules, est élevée par rapport à celle des deux autres années.

1970 semble encore accuser vis-à-vis des deux autres années une plus grande fréquence des arrêts temporaires sur les ralentissements, et c'est la seule année où une activité cambiale importante ne peut être décelée au cours des reprises.

L'année 1971 ressemble par certains caractères (les dates notamment) à 1970, par d'autres (la durée de mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules ou la date de certains pourcentages) à 1969. Ses caractères propres sont : 1°) le retard de l'accélération moyenne maximum par rapport aux deux autres années (seule exception au retard généralisé des phénomènes observé en 1969), 2°) la longueur de certaines des périodes (plus longues qu'en 1969, notamment celle des reprises), 3°) la généralisation de l'activité cambiale importante à tous les arbres et surtout la généralisation des phénomènes de reprise, 4°) la grande importance, tant absolue que relative, des reprises.

1971 montre enfin la tendance à la plus faible dispersion des dates entre les arbres ainsi qu'à une dispersion moyenne des durées des différentes périodes entre eux.

Il faut noter que, chaque année, 1°) la durée totale de la période d'activité cambiale varie presque uniquement par la date de son terme (95%), 2°) les dates qui présentent la plus faible dispersion entre les arbres sont celles de la mise en place des 5 et 25%, 3°) les durées qui présentent toujours la plus forte dispersion entre les arbres sont celles de la période de mise en place des 75 à 95% (la plus longue des quatre périodes distinguées dans l'intervalle 5-95%).

Les variations relatives de la dispersion des différentes dates chaque année semblent caractériser ces années. On retiendra en effet la dispersion la plus forte de la date de mise en place des 95% en 1970, celle des 75% en 1969 et en 1971.

En 1971 uniquement la durée de la période 50-75% est semblable à celle de la période 75-95%.

Enfin, l'intervention du facteur "année" se reconnaît encore dans le fait que si du point de vue des *dates* de mise en place des

différents pourcentages, c'est 1971 qui se singularise par une plus grande homogénéité du comportement des arbres, du point de vue de la *durée* des quatre périodes découpées dans l'intervalle 5-95%, c'est 1970 qui se distingue par une plus grande hétérogénéité du comportement de ces arbres.

2°) *Comparaison de l'activité cambiale des trois années sur chacune des orientations.*

1/ C'est toujours en 1970 que le nombre total de cellules lignifiées (tableau III) a été le plus faible quelle que soit l'orientation considérée, en 1969, le plus élevé.

Chaque année, les trois orientations ont présenté entre elles des nombres de cellules identiques ou très peu différents.

2/ ★ Sur chacune des orientations, la date de mise en place des 5% du nombre total de cellules lignifiées a été peu différente au cours des trois années (tableau IV). La date la plus tardive pour N et WSW se situe en 1969, pour ESE il n'existe presque aucune différence entre 1971 d'une part, 1969 et 1970 d'autre part.

Quelle que soit l'orientation, la date de mise en place des 95% la plus précoce se situe en 1970, la plus tardive sur N et ESE en 1971, sur WSW en 1969.

Pour chacune des orientations, la durée moyenne de la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules a été bien plus courte en 1970 qu'en 1969 et 1971, années au cours desquelles cette durée a été peu variable (légèrement plus longue en 1971 qu'en 1969 sur N et ESE, en 1969 qu'en 1971 sur WSW) (tableau V).

★ Quelle que soit l'année, la date de mise en place des 5% du nombre total de cellules a été peu variable entre les trois orientations considérées. En 1969 seulement, cette date a été un peu plus tardive sur WSW que sur ESE notamment.

En 1969, la date de mise en place des 95% a été plus tardive sur WSW que sur N et ESE où cette date a été voisine ; en 1970, ceci

s'est produit sur N et ESE, WSW étant alors moins tardif. En 1971, les trois orientations ont présenté des dates très peu différentes, légèrement plus tardives sur N que sur les deux autres orientations.

En 1969 et en 1970, la durée de mise en place des 5 à 95% a été comparable sur N et ESE, soit plus faible (1969), soit plus élevée (1970) que celle de WSW. En 1971, cette durée est quasi identique entre les trois orientations.

3/ Les premières cellules lignifiées sont apparues plus précocement sur ESE en 1969 et en 1971 que sur les deux autres orientations; en 1970 aucune orientation n'a devancé l'autre.

Qu'il s'agisse de l'orientation N ou WSW, les premières cellules lignifiées sont apparues légèrement plus tard en 1969 qu'en 1970 et 1971. Sur l'orientation ESE, elles sont apparues légèrement plus tard en 1969 et en 1970 qu'en 1971.

4/. ★ La date des accélérations moyennes maximums a été plus précoce sur ESE vis-à-vis de N et WSW où elle se situe à la même période, en 1971 uniquement. Aucune différence ne peut être notée en 1969 et en 1970. En 1970, l'accélération moyenne maximum s'est étalée sur deux décades successives sur WSW.

Sur l'orientation ESE la date de l'accélération moyenne maximum a été identique au cours des trois années ; sur N et WSW elle a été plus tardive en 1971 qu'en 1970 et 1969.

★ La valeur moyenne de cette accélération est voisine sur les trois orientations en 1969 et en 1970, nettement plus importante sur N en 1971.

Pour chacune des orientations l'accélération la moins importante caractérise 1970 ; pour ESE et WSW la plus importante caractérise 1969, pour N, 1971.

★ Le seul cas d'absence d'accélération maximum se trouve sur l'orientation ESE en 1970.

5/ Ralentissements ou arrêts temporaires de l'activité cambiale n'ont pas marqué une orientation particulière au cours des trois années

si l'on en juge par leur fréquence, mais il faut toutefois signaler qu'en 1970 le seul cas de ralentissement qui se soit produit se trouve sur ESE.

6/ ★ Les reprises de l'activité cambiale (Fig. 15, tableau VI) ont été plus nombreuses sur l'orientation WSW que sur les deux autres orientations en 1969 ; en 1970, aucune orientation ne domine l'autre. En 1971, les reprises étant généralisées à l'ensemble des orientations, la seule exception s'observe sur N.

Quelle que soit l'orientation, le plus grand nombre de reprises se situe en 1971.

★ La durée moyenne des reprises, semblable sur les trois orientations en 1969, a été plus courte sur WSW en 1970, plus longue sur N en 1971 que celle présentée par les deux orientations restantes, par ailleurs semblables entre elles.

La durée moyenne la plus longue de ces reprises se situe pour les orientations N et WSW en 1971, la plus courte pour N en 1969, pour WSW en 1970. Pour ESE ces durées sont voisines au cours des trois années.

★ Les nombres absolu et relatif de cellules que représentent les reprises ont été plus faibles sur N en 1969 et sur WSW en 1970 que sur les deux autres orientations. En 1971, il n'y a pas eu prépondérance d'une orientation particulière.

Le nombre absolu de cellules pour les reprises figurant sur l'orientation N a été voisin en 1969 et en 1970 et inférieur au nombre figurant sur WSW. Sur ESE et WSW, ce nombre a été voisin en 1969 et en 1971 et supérieur au nombre de cellules produites en 1970. Cette dernière situation se retrouve pour le nombre relatif de cellules sur ESE. Sur N et WSW, le nombre relatif de cellules le plus élevé se situe en 1971, le plus faible sur N en 1969, sur WSW en 1970.

★ Les reprises, quasi concomitantes sur les trois orientations en 1971 (1) et sur ESE et WSW en 1970 (plus précoces alors que sur N), ont été plus précoces sur ESE que sur WSW et N en 1969.

(1) Bien qu'un peu plus tardives sur N.

Sur N et WSW, les reprises de 1969 ont été les plus tardives, les reprises les plus précoces se situant, pour N en 1971, mais pour WSW à la fois en 1970 et en 1971. Il est remarquable que la période d'intervention des reprises sur ESE ait été quasi identique au cours des trois années.

7/ ★ Une activité cambiale importante a eu lieu en 1971 sur tous les arbres sondés suivant une même orientation. L'absence d'une telle activité, de même fréquence sur les trois orientations en 1969, marque l'orientation N en 1970, ESE présentant, cette année là, la fréquence la plus grande de ce type d'activité.

La fréquence la plus forte de ce type d'activité se situe pour N et WSW en 1971, pour ESE en 1970 et 1971, la plus faible se situant pour N en 1970, ESE en 1969, WSW en 1969 et 1970. C'est surtout sur l'orientation N que les variations de cette fréquence entre années sont le plus accusées.

La manifestation d'une activité cambiale importante au niveau des reprises marque uniquement WSW en 1969 et en 1971.

★ Quelle que soit l'année, l'activité cambiale importante a débuté en moyenne plus tôt sur l'orientation N que sur ESE et WSW.

Pour les orientations N et WSW, le début moyen de cette période a été plus précoce en 1970 qu'en 1969 et 1971 où il a été quasi identique. Pour ESE, il n'y a presque aucune différence entre les trois années.

★ L'extension globale de la période d'activité cambiale importante a été beaucoup plus faible sur WSW que sur N et ESE en 1970. Au cours des deux autres années, les variations entre orientations ont été peu importantes.

WSW seul présente la plus forte variation de la durée de cette période entre 1970, d'une part, où elle est courte, 1969 et 1971 d'autre part.

★ Les phases de ralentissements fugaces enregistrées au cours des périodes d'activité cambiale importante ne marquent pas une orientation particulière en 1969. En 1970 on les retrouve uniquement sur ESE, en 1971 sur ESE et N.

8/ ★ Quelles que soient les orientations, les *dates* les plus précoces de mise en place des 25, 50 et 95% du nombre total de cellules se situent en 1970 (tableau IV). Pour les 5%, ESE présente la date la plus précoce en 1971, pour les 75%, N la présente en 1969. Les dates les plus tardives de mise en place de chacun des cinq pourcentages présentent des variations plus importantes que les dates précédentes entre les orientations ; la date de mise en place des 95%, par exemple, est nettement plus tardive sur WSW en 1969 qu'en 1971, alors que sur l'ensemble des prélèvements, toutes orientations réunies, les dates de mise en place de ce pourcentage sont quasi identiques entre ces deux années.

Il est remarquable qu'en 1969 les dates les plus tardives de mise en place de chacun de ces pourcentages aient été sur WSW, qu'en 1970 les dates les plus précoces de mise en place des 50, 75 et 95% aient été sur WSW et qu'en 1971 celles des 25, 50 et 75% l'aient été sur N. La date de mise en place des 75% sur ESE, quelle que soit l'année, a toujours été intermédiaire entre celle de ce même pourcentage sur les orientations N et WSW. ESE a pu présenter la date la plus tardive de mise en place des 25 et 50% en 1970, des 25% en 1971.

★ Pour ESE et WSW, les *durées* 5-25, 25-50 et 50-75% ont été invariablement les plus courtes en 1970, la durée de la période 75-95% étant peu variable entre les trois années pour ces deux orientations (tableau V). Pour N, la durée la plus courte de la période 5-25% se situe en 1971, celle des 50-75% en 1969 (et alors presque identique à celle de 1970), celle des 25-50 et 75-95% en 1970.

Pour chacune des orientations, les durées les plus longues de chacune des périodes précédentes se situent plus tôt en 1971 qu'en 1969.

Il est remarquable que dans une même année les durées de chacune des 4 périodes de l'intervalle 5-95% aient été peu différentes sur les 3 orientations à l'exception cependant de la durée de mise en place des 50-75%, beaucoup plus longue en 1969 sur WSW que sur les deux autres orientations, et de la durée de mise en place des 75-95%, beaucoup plus longue en 1969 et en 1971 sur N.

Enfin, pour l'orientation N, la période de mise en place des 75 à 95% du nombre total de cellules a invariablement été la plus longue des quatre périodes distinguées dans l'intervalle 5-95% au cours des trois années. Pour ESE et WSW, la période la plus longue a été, suivant l'année, tantôt la période 50-75% (ESE : 1971; WSW : 1969 et 1971), tantôt la période 75-95% (ESE : 1969 et 1970; WSW : 1970).

En conclusion, il apparaît tout d'abord que seules de rares manifestations de l'activité cambiale ne varient pas ou très peu entre les trois orientations considérées. Cela se produit chaque année (date de mise en place des 5% du nombre total de cellules, durée des périodes 5-25 et 25-50%, nombre total de cellules) ou deux années sur trois (1969 et 1970 : date de l'accélération moyenne maximum et valeur de cette accélération ; 1970 et 1971 : durée de la période 50-75 % ; 1969 et 1971 : fréquence et durée des périodes d'activité cambiale importante).

De même, sur l'ensemble des trois années et par rapport aux deux autres orientations, seule l'orientation ESE se caractérise, généralement, par une plus grande précocité des événements considérés ou par une situation intermédiaire, l'orientation N se caractérisant seulement par les dates les plus précoces du début de l'activité cambiale importante.

Cependant, le classement des orientations sur la base des caractéristiques de la majorité des événements analysés au cours de la période d'activité cambiale importante est le plus souvent variable chaque année. Ce classement semble alors lié au facteur "année".

En effet, en 1969, c'est l'orientation WSW qui présente à la fois généralement des dates plus tardives que N et ESE, des durées plus longues de certaines des manifestations de l'activité, une fréquence plus grande des phénomènes de reprise. Au cours de cette seule année la durée des reprises ne varie pas entre les orientations.

En 1970, sur l'orientation WSW se trouvent, à l'inverse de 1969, la plupart des dates les plus précoces et la plupart des durées les plus courtes des trois orientations, le nombre de cellules des reprises, tant absolu que relatif, le plus faible.

Au cours de cette seule année, la date de mise en place des

premières cellules lignifiées, la durée de la mise en place des 75 à 95% des cellules et la fréquence des reprises ne varient pas (ou peu) entre les trois orientations.

La faible variation entre les trois orientations de chacune des quatre périodes distinguées dans l'intervalle 5-95% est ici remarquable.

En 1971, l'orientation N se caractérise par la précocité de la plupart des dates considérées par rapport aux deux autres orientations, la plus faible valeur de l'accélération maximum, la faible fréquence des reprises.

Au cours de cette seule année, les dates des reprises, leur importance absolue et relative, la durée de la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules ne varient pas, ou très peu, entre les trois orientations.

En ce qui concerne les manifestations de l'activité cambiale sur chacune des orientations au cours des trois années, il apparaît, d'une part, que la ressemblance entre les trois orientations ne peut être établie que sur la date de mise en place des 5% du nombre total de cellules (peu variable entre les trois années quelle que soit cette orientation). Il existe, d'autre part, une ressemblance entre ESE et WSW pour la durée, peu variable entre les trois années, de la mise en place des 75 à 95% des cellules, entre N et ESE, pour la durée de la période d'activité cambiale importante.

L'orientation WSW est la seule à présenter une activité cambiale importante au cours des reprises.

Seule l'orientation ESE présente peu de variation entre les trois années de bon nombre d'évènements considérés (sont en effet peu ou pas variables, les dates de l'accélération moyenne maximum, les dates et les durées des reprises, les dates du début de la période d'activité cambiale importante, les durées de cette période, les durées de la mise en place des 75 à 95% des cellules).

Dans tous les cas où il y a variation, les caractéristiques de chacune des années déjà mises en évidence sur l'ensemble des arbres se retrouvent globalement au niveau de chacune des orientations. On retrouve, en effet, la tardivité des divers phénomènes en 1969 (plus

accusée cependant sur WSW), leur précocité et leur brièveté en 1970, leur faible importance aussi en 1970 et la fréquence, plus forte en 1971, des périodes d'activité cambiale importante et des reprises.

2. Activité cambiale des six arbres vieux (15,8,13,20,28,25) sondés suivant les orientations nord, est-sud-est et ouest-sud-ouest (tableau II).

Pour ces arbres vieux, l'analyse de l'évolution de l'activité cambiale au cours des trois années 1969, 1970 et 1971 sera effectuée suivant le même plan général que pour les arbres jeunes, mais de plus le degré de dispersion entre les arbres de chacun des termes chiffrables de l'analyse sera indiqué pour chacune des trois orientations considérées (1).

Chaque arbre a fait ici l'objet des *trois* prélèvements orientés au N, à l'ESE et à l'WSW. Ce sont $6 \times 3 = 18$ prélèvements (2) qui seront examinés à chaque date pour chacune des années 1969 et 1970, $3 \times 5 = 15$ prélèvements pour l'année 1971, l'activité cambiale de l'un des arbres n'ayant pas été suivie cette année là pour des raisons matérielles.

a. ANNEE 1969 (fig. 5 et 12, tableaux III, IV, V et VI)

* Le nombre total de cellules lignifiées formées au cours de l'année 1969 (tableau III) a été de 70 en moyenne pour l'ensemble des arbres, toutes orientations comprises ($V = 36,6\%$). L'arbre 25, avec une moyenne de 73 cellules entre les trois orientations, les arbres 15 et 20, avec une moyenne de 69 cellules, s'approchent de ce nombre, les deux extrêmes étant représentés par l'arbre 13 (102 cellules) et les arbres 28 (54 cellules) et 8 (56 cellules).

Sur l'ensemble des six arbres, l'orientation WSW (tableau III) présente en moyenne le nombre de cellules le plus élevé (91) avec

(1) Cette dispersion n'a pas été calculée pour les arbres jeunes en raison du faible nombre d'arbres sondés suivant une seule orientation.

(2) Chacun d'eux sera désigné par le numéro de l'arbre suivi de l'abréviation de l'orientation considérée, exemple : 28 ESE, 8 N, 13 WSW etc.

le coefficient de variation le plus faible (24,1%), suivie par l'orientation ESE (66, V = 31,2%) puis N (53, V = 40,1%) (1).

Il est remarquable que pour l'ensemble des six arbres l'orientation ESE offre le nombre de cellules le plus proche du nombre total annuel moyen.

★ Il a fallu 169 jours en moyenne (tableaux IV et V) - soit cinq mois et demi -, du 27 avril (V = 9,9%) au 13 octobre (V = 9,0%) pour que se mettent en place, sur l'ensemble des orientations, les 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées. La dispersion de ces durées parmi les arbres et les orientations est relativement faible (V = 19,6%), réduite encore par le décompte de 8N (2) où la période 5-95% a été exceptionnellement courte.

En ce qui concerne les orientations (tableau V), WSW a nécessité en moyenne la période la plus longue (185 jours) pour mettre en place les 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées ; viennent ensuite ESE avec 167 jours (3) - durée voisine de la durée moyenne globale - et N avec 154 jours (4). WSW présente le coefficient de variation le plus faible (6,8%), N le plus élevé (30,2%).

★ Etant donné la présence de cellules lignifiées dès les premiers jours d'avril pour presque tous les arbres (5 sur 6) sur une, deux ou trois orientations, la reprise de l'activité cambiale, elle-même antérieure à l'apparition de ces cellules, peut être située début mars.

Les premières cellules lignifiées apparaissant exceptionnellement tard (décade du 1 au 10 juin) sur 8 N, la date moyenne d'apparition

-
- (1) Dans le calcul du nombre moyen de cellules présenté par l'orientation N, la suppression de 8 N, très différent de l'ensemble des autres orientations, amène le nombre moyen de cellules à 60 et le coefficient de variation à 24,5%.
 - (2) 8 N exclu, cette période est en effet portée à 175 jours (du 24/4 (V = 3,7%) au 17/10 (V = 7,7%) et son coefficient de variation réduit à 13,0% ; l'exclusion supplémentaire de 8 E où la date de mise en place des 95% du nombre total de cellules est voisine de celle de 8 N, ne modifie pas sensiblement cette durée, qui passe à 178 jours (V = 10,4%), du 24/4 au 20/10 (V = 6,2%).
 - (3) 177 jours (V = 10,8%) avec l'exclusion de 8 ESE où la période de mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules est particulièrement courte.
 - (4) V = 14,2% avec l'exclusion de 8 N, la durée de cette période se rapprochant ainsi de celle de l'orientation ESE.

de ces cellules a été légèrement plus tardive sur l'orientation N (1) que sur les orientations ESE et WSW où cette date est semblable.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules pour toute la période d'activité cambiale sur l'ensemble des arbres et des orientations se sont pour la plupart produites en avril (environs du 11 et du 21) et aux environs du premier mai. Il s'en trouve en juin (environs du 10 et du 20) et éventuellement aux environs du 10 juillet puis en septembre (environs du 8 et du 28) et éventuellement fin août (environs du 29) ou fin octobre (environs du 18) au cours de certaines reprises (15 N et ESE, 8 WSW, 20 ESE et WSW). Certains arbres sur certaines orientations, aussi bien N (8 et 20) que ESE (25) ou WSW (15), n'en présentent pas.

L'accélération moyenne maximum dans toute la période d'activité pour l'ensemble des arbres ($m = 1,1$ cellules) a eu lieu aux environs du 11 avril. Elle se situe aux environs du 11 avril sur les orientations N et WSW ($m = 1,3$ cellules) et aux environs du 21 avril sur l'orientation ESE ($m = 1,1$ cellules). Des accélérations moyennes encore élevées marquent en WSW les environs du 21 avril, des 20 et 30 juin et du 29 août.

★ Comme dans le cas des arbres jeunes, l'activité cambiale s'est faite suivant les modes continu (arbre 28) et discontinu (arbres 15, 8, 13, 20, 25). Cependant, il est rare que le mode discontinu, pourtant fréquent (5 arbres sur 6), ait affecté à la fois les trois orientations retenues sur un même arbre ; l'arbre 20, seul, a présenté ce phénomène. Dans les autres cas, les orientations ESE (13), N et ESE (15), WSW (8), ESE et WSW (25) ont été affectées.

Ce sont surtout des phases de ralentissement plus ou moins marqué qui ont eu lieu, notamment sur WSW. Seuls les arbres 13 à l'ESE, 20 au N et à l'ESE présentent un arrêt temporaire.

Arrêts et ralentissements temporaires se sont produits au mois d'août ou au mois de septembre, sur la fin de la période d'activité cambiale de certaines autres séries de prélèvements ou bien avant cette fin.

(1) 8 N exclu, cette date est semblable entre les trois orientations.

★ Les reprises (9 sur les 18 séries de prélèvements) ont duré en moyenne 38 jours (tableau VI). Elles représentent 9,0 à 35,2% du nombre total de cellules dénombrées (en moyenne 11,0% de ce nombre) pour les 18 séries de prélèvements, le nombre moyen absolu de cellules qu'elles représentent pour les 18 séries de prélèvements étant égal à 9. Ces reprises sont localisées en septembre et début octobre pour l'arbre 8, septembre et octobre pour les arbres 15, 13 et 20, octobre et début novembre pour l'arbre 25. Leurs débuts sont distribués sur un peu plus d'un mois entre le 23 août et le 8 octobre.

Les reprises sur deux orientations d'un même arbre, tout en se produisant à la même période, ont eu leur paroxysme soit concomitant (25 ESE et WSW), soit décalé (15 ESE et N, 20 N, ESE et WSW). Pour l'arbre 15 la reprise est centrée sur fin septembre-début octobre en ESE, sur fin octobre en N. Dans le cas de l'arbre 20 où une reprise a eu lieu sur les trois orientations, la reprise sur N a été plus tardive qu'en ESE et WSW où elle a été contemporaine mais avec un paroxysme qui se trouve décalé (mi-septembre en WSW, première quinzaine d'octobre en ESE).

Il apparaît que c'est sur l'orientation N que les reprises ont été les moins fréquentes (2 sur le groupe des 6 arbres), leur fréquence étant un peu plus grande sur WSW (3 cas sur 6) puis sur ESE (4 cas sur 6) (tableau VI). C'est sur l'orientation WSW qu'elles ont été à l'origine du plus grand nombre moyen de cellules tant absolu que relatif, ces nombres étant voisins entre ESE et N. Leur durée est comparable sur les trois orientations. Elles ont été en moyenne un peu plus tardives sur N que sur ESE et WSW.

★ Les périodes d'activité cambiale importante se situent, pour l'ensemble des arbres, de début mai à fin août ; pour deux d'entre eux, les arbres 15 et 20, une forte activité s'est encore manifestée lors des reprises en septembre ou octobre.

Uniques ou multiples (1) sur une orientation, et alors séparées par des phases de léger ralentissement, elles sont centrées sur le

(1) La tendance à la répétition ne semble pas affecter une orientation particulière, celle-ci se produisant soit au N (25 et 28), soit à l'ESE (25), soit à l'WSW (28).

mois de juillet, presque également réparties entre les deux dernières décades de juin et les deux premières décades d'août, beaucoup moins nombreuses en mai et début juin comme en fin août.

Les périodes globales d'activité cambiale importante ont débuté en moyenne plus tôt sur les orientations N et WSW que sur ESE (1). Compte non tenu des périodes de ce type au cours des reprises, elles ont été beaucoup plus longues sur N que sur ESE et surtout que sur WSW. Les orientations ESE et WSW sur l'arbre 20, N et ESE sur l'arbre 15 présentent une activité importante au cours des reprises. L'absence de toute activité cambiale importante doit être notée sur 8 N et 13 WSW.

Il est à noter aussi que, au cours de ces périodes, des fléchissements dans l'accroissement du nombre de cellules se sont produits en mai et juin, les plus nombreux se localisant durant la première décade de juin (6 cas sur 18) et la décade suivante (5 cas sur 18). Ils sont un peu plus nombreux sur WSW que sur N et ESE.

★ Pour l'ensemble des 18 séries de prélèvements les 5% du nombre total de cellules lignifiées étant en place en moyenne le 27 avril (2), les 25% l'ont été, en moyenne également, le 7 juin, les 50% le 16 juillet, les 75% les 25-26 août, les 95% le 13 octobre (3) (tableau IV). Parmi les dates de mise en place des différents pourcentages, la date de mise en place des 50% du nombre total de cellules présente la dispersion la plus faible.

Les périodes nécessaires à la mise en place des 5 à 25%, 25 à 50%, 50 à 75% du nombre total de cellules lignifiées ont été en moyenne d'une durée semblable (41 (4), 39, 40 jours), la période requise pour la mise en place des 75 à 95% étant légèrement plus longue (49 jours (5)) (tableau V). Les coefficients de variation de

(1) Même s'il n'est pas tenu compte de 15 ESE pour lequel la période de forte activité n'a eu lieu que fort tard au cours de la reprise.

(2) Le 24/4 ($V = 3,7\%$), 8 N, tardif, exclu.

(3) Le 20/10 ($V = 6,3\%$), 8 N et 8 ESE, de loin les plus précoces, exclus.

(4) 42 jours ($V = 21,7\%$), 8 N exclu.

(5) 53 jours ($V = 34,6\%$), 8 N et 8 ESE exclus.

ces durées soulignent cependant leur dispersion globale forte pour les périodes 50-75 et 75-95%, beaucoup moins forte pour les périodes 25-50 et 5-25%.

Comparés (1) sur la base des dates de mise en place des différents pourcentages considérés dans la période 5-95% (dates des 5 et 95% comprises), les arbres diffèrent significativement (probabilité inférieure à 0,001) entre eux, l'arbre 25 présentant les dates toujours parmi les plus précoces, l'arbre 15 parmi les plus tardives (dans l'ordre 25, 28-8, 20, 13, 15). Ils ne diffèrent pas significativement par la longueur des périodes de mise en place des 5-25, 25-50, 50-75 et 75-95% du nombre total de cellules lignifiées.

- Pour une *date* moyenne quasi identique d'apparition des 5% du nombre total de cellules lignifiées sur ESE et WSW, N étant plus tardif (2), la date moyenne d'apparition de chacun des pourcentages suivants (25, 50, 75 et 95%) a toujours été plus tardive sur l'orientation WSW que sur les deux autres (tableau IV). C'est sur l'orientation N que les dates d'apparition des 75 et 95% ont été les plus précoces, celles des 25 et 50% pour cette orientation étant identiques ou quasi identiques à celles de ESE.

Les coefficients de variation des dates de mise en place des 5, 25 et 50% du nombre total de cellules sont toujours plus faibles sur l'orientation ESE que sur les deux autres ; ceux des dates de mise en place des 75 et 95% sont plus faibles sur WSW (3). Les coefficients les plus élevés se situent sur l'orientation N, quelles que soient les dates considérées (4).

Pour l'orientation N, la date de mise en place des 50% présente le coefficient de variation le plus faible, celle des 5% le plus élevé. Pour ESE, le coefficient de variation le plus faible caractérise la date de mise en place des 25%, le plus fort celle des 95% (peu diffé-

(1) Comme pour les arbres jeunes, le test de Friedman a été utilisé dans cette comparaison.

(2) 8 N excepté, cette date est identique sur les trois orientations.

(3) La prise en compte des exceptions ne modifie pas ce classement.

(4) Avec l'élimination de 8 N, le coefficient de variation le plus élevé pour la date de mise en place des 5% se trouve reporté sur WSW.

rente sur ce point de celle des 75%) ; sur WSW, il s'agit dans le premier cas de la date de mise en place des 5% et dans le second de celle des 75% (1).

— Sur l'orientation N (tableau V), le *temps* nécessaire à la mise en place des 5 à 25, 25 à 50, 50 à 75% du nombre total de cellules lignifiées a été quasi identique (35, 36 jours) et plus court que le temps nécessaire à la mise en place des 75 à 95% (49 jours (2)). La dispersion de ces durées parmi les six arbres est moins importante pour la période 25-50% que pour les trois autres.

Sur l'orientation ESE, les quatre périodes découpées entre 5% et 95% ont eu des durées comparables (42, 38, 42, 45 jours (3)). La dispersion de ces durées parmi les six arbres est faible pour les périodes 5-25 et 25-50%, élevée pour les périodes 50-75 et 75-95%.

Enfin, sur l'orientation WSW, les quatre périodes ont été à peu près d'égale longueur (47, 42, 45 et 53 jours), la période 75-95% étant cependant légèrement plus longue que les trois autres ; la dispersion de leur durée parmi les six arbres est relativement faible comme sur ESE pour les périodes 5-25 et 25-50% ($V = 17,5\%$ et $16,2\%$), forte pour les périodes 50-75 et 75-95%. Pour ces deux dernières périodes, elle est cependant moins forte que sur les orientations N et ESE.

L'examen des durées de chacune des périodes 5-25, 25-50, 50-75 et 75-95% révèle qu'elles ont été légèrement plus importantes sur l'orientation WSW que sur les deux autres, les plus faibles étant soit sur l'orientation N (5-25, 25-50, 50-75%) soit sur l'orientation ESE (75-95%) (4). La différence de la durée d'une même période entre les trois orientations n'est jamais très grande.

Les coefficients de variation des durées de mise en place des 5 à 25, 25 à 50 et 50 à 75% du nombre total de cellules sont les plus élevés sur N, les plus faibles l'étant sur ESE pour 5-25 et 25-50%, sur

-
- (1) Avec l'élimination de 8 N et 8 ESE le coefficient de variation le plus élevé pour chacune des trois orientations considérées affecte la date de mise en place des 75% ; le plus faible affecte pour N et WSW, la date des 5%, pour ESE, celle des 25%.
 - (2) 56 jours ($V = 69,8\%$) avec l'exclusion de 8 N.
 - (3) Cependant l'exclusion de 8 ESE allonge sensiblement la durée moyenne de la période 75-95% qui passe à 50 jours ($V = 47,9\%$).
 - (4) Avec l'exclusion de 8 ESE et 8 N, la plus faible durée de cette période reste bien en ESE, mais la plus élevée est atteinte par l'orientation N.

WSW pour 50-75%. La durée de la période de mise en place des 75 à 95% présente le coefficient de variation le plus élevé en ESE, le plus faible en WSW (1).

★ Il arrive que le nombre de cellules soit voisin, date après date, sur les trois orientations d'un même arbre (13 N, ESE, WSW du mois d'avril à fin mai) ou sur deux d'entre elles (15 N et WSW, 20 ESE et N d'avril à mi-juillet). Le phénomène se rencontre aussi entre orientations de deux arbres distincts (13 ESE et 25 WSW d'avril à fin juillet ; 20 ESE et 25 ESE d'avril à mi-juin ; 25 N et 20 WSW jusqu'à fin juin etc.).

b. ANNEE 1970 (Fig. 6 et 13, tableaux III, IV, V, VI)

★ Au cours de l'année 1970, 30 cellules ont été formées en moyenne par l'ensemble des arbres (tableau III) ; le coefficient de variation de ce nombre, calculé sur l'ensemble de toutes les orientations disponibles, est élevé ($V = 41,8\%$). L'arbre 28, avec 16 cellules en moyenne sur les trois orientations, l'arbre 13, avec 44 cellules, se distinguent nettement des arbres 15, 8, 20 et 25 proches du type moyen.

Le plus petit nombre moyen de cellules se trouve sur l'orientation N (23 cellules) (tableau III) ; un nombre voisin de la moyenne globale caractérise l'orientation ESE (28 cellules) et le nombre le plus important (38 cellules) l'orientation WSW. Pour chacune des orientations, la dispersion du nombre de cellules entre les arbres est élevée et de même ordre ($V = 34,2, 36,3, 36,7 \%$).

★ La période nécessaire à la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été en moyenne de 131 jours (tableaux IV et V) - un peu plus de quatre mois : du 17 avril ($V = 11,0\%$) au 26 août ($V = 17,4\%$) - pour l'ensemble des arbres et des orientations (2). La dispersion de la durée de cette période parmi l'ensemble des arbres et des orientations est égale à 35,0%.

-
- (1) Avec l'élimination de 8 N et 8 ESE, le coefficient de variation de la durée de cette période reste bien le plus faible sur WSW mais devient le plus fort sur N comme dans le cas de la durée des trois périodes précédentes.
 - (2) Cette période s'abaisse à 112 jours ($V = 27,7\%$) avec le décompte de 25 WSW, 28 WSW, 20 ESE et 13 WSW pour lesquels sont suspectes - sans que, pourtant, existe une contre indication nette sur le plan anatomique - les longues périodes de faible activité cambiale ou d'arrêt temporaire qui ont été enregistrées.

C'est sur l'orientation WSW, compte tenu de tous les arbres (tableau V), que la période nécessaire à la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été la plus longue : 156 jours (1); 132 jours, soit le chiffre moyen pour l'ensemble des arbres et des orientations, ont été nécessaires sur l'orientation ESE (2), 105 sur l'orientation N. Les coefficients de variation sont élevés, plus encore sur l'orientation WSW (35,2%) que sur les deux autres (28,8 et 30,4%).

★ Les premières cellules lignifiées apparaissant sur certains arbres (8, 13, 25) sur une ou deux des orientations examinées, dès la période du 12 au 22 mars, c'est aux tout premiers jours du mois de mars et même aux derniers jours du mois de février que l'on peut situer le réveil effectif de l'activité cambiale.

D'une façon générale, les premières cellules lignifiées sont apparues en moyenne plus tard sur l'orientation N que sur les deux autres où leur apparition est contemporaine.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules pour toute la période d'activité cambiale se sont pour la plupart produites en avril (aux environs du 11 et du 21) et aux environs du 1er mai. Quelques unes peuvent encore être notées aux environs du 22 mars, du 11 mai, du 20 juin, du 10 et du 20 juillet et du 9 août, dans deux cas au niveau des reprises uniquement (13 ESE, 8 WSW). Les périodes d'activité cambiale de certains arbres, sur certaines orientations, n'en présentent pas (15 N ; 15, 8, 28 ESE ; 28 WSW); leur absence est plus fréquente sur ESE que sur les deux autres orientations.

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité pour l'ensemble des arbres ($m = 0,8$ cellule) se situe aux environs du 21 avril. Elle se situe aux environs du 11 avril sur l'orientation ESE ($m = 1,0$ cellule), du 21 avril sur l'orientation N ($m = 1,3$ cellules), des 11 et 21 avril sur WSW ($m = 0,83$ cellule).

-
- (1) Avec l'exclusion des arbres 13, 8 et 25, la durée de cette période s'abaisse à 113 jours ($V = 33,6\%$) alors que si ces arbres "aberrants" seuls sont considérés, elle passe à 198 jours ($V = 12,9\%$).
 - (2) Avec l'exclusion de l'arbre 20, cette période est portée à 121 jours ($V = 23,8\%$).

★ L'activité cambiale de cinq arbres (15, 8, 13, 20 et 28) sur six s'est faite sur le mode discontinu, ce mode affectant une (15 N, 20 ESE, 28 WSW) ou deux orientations au plus d'un même arbre (ESE et WSW : 8 et 13). Dans tous les cas d'activité discontinue, seuls se sont produits des arrêts temporaires recouvrant au total les mois de juillet à septembre inclus, dans un seul cas (13 ESE) le mois de juin.

Un fléchissement de l'accroissement du nombre de cellules en juin et début juillet sur 13 WSW correspond à la période d'arrêt temporaire enregistrée sur 13 ESE. Les arrêts temporaires sont soit contemporains de la fin de la période d'activité cambiale d'autres séries de prélèvements, soit bien antérieurs à cette fin.

★ Après chacune des périodes d'arrêt, les reprises (tableau VI) (7 sur les 18 séries de prélèvements) d'une durée moyenne de 29 jours, ont été d'importance inégale. Dans certains cas, 28 WSW notamment, se pose même le problème de leur existence réelle bien que les données anatomiques n'autorisent pas leur élimination.

Ces reprises représentent souvent des pourcentages importants du nombre total de cellules lignifiées (11,1 à 35,7% ; 8,0% en moyenne pour les 18 séries de prélèvements), d'autant plus importants d'ailleurs que ce nombre est faible. Le nombre de cellules qu'elles comprennent, rapporté à l'ensemble des prélèvements, est en moyenne égal à 3. Elles se répartissent grossièrement en deux groupes, un premier groupe centré sur août (8 ESE et WSW, 13 ESE) et empiétant éventuellement sur juillet (13 ESE) et début septembre (8 ESE) et un deuxième groupe centré sur octobre (13 WSW, 20 ESE, 25 WSW), la reprise de 15 N se situant en septembre; leurs débuts se distribuent ainsi du 10 juillet au 8 octobre !

Dans le cas de l'arbre 13 chacune des deux reprises enregistrées appartient à l'un des deux groupes précédents (le premier pour ESE, le deuxième pour WSW). Dans le cas de l'arbre 8, où des reprises appartenant au premier groupe ont eu lieu sur les deux orientations ESE et WSW, le paroxysme de la reprise a été un peu plus précoce sur WSW (mi-août) que sur ESE (fin août).

Qu'il s'agisse de la fréquence et de la durée des reprises ou du nombre absolu ou relatif de leurs cellules, l'orientation N présente toujours les valeurs les plus faibles (tableau VI). Il apparaît par

contre que c'est sur WSW (fréquences exceptées, identiques à celles d'ESE) que les nombres de cellules moyens absolus et relatifs ainsi que la durée des reprises sont les plus élevés, ESE occupant une position intermédiaire.

Les reprises ont été en moyenne plus tardives en WSW qu'en N et surtout qu'en ESE.

★ Des périodes d'activité cambiale importante ont eu lieu sur tous les arbres, mais la très faible activité cambiale observée dans certains cas sur une longue durée (8 N, 25 WSW et 28 WSW) rend délicate leur délimitation (cf. p. 22). Elles sont centrées sur les mois de mai et juin. Elles empiètent sur avril et sur juillet (où elles sont cependant moins nombreuses qu'en avril) et intéressent aussi certaines reprises.

Les périodes globales d'activité cambiale importante ont débuté en moyenne plus tôt sur ESE et WSW que sur N, mais elles ont été en moyenne plus courtes sur N que sur ces deux orientations où leur durée est identique. Les orientations ESE pour les arbres 8 et 13, WSW pour l'arbre 28 présentent une activité importante au cours des reprises. L'absence totale de toute activité cambiale importante doit être notée pour 15 WSW, 20 N et WSW.

Au cours de ces périodes, l'activité cambiale a quelquefois accusé de courts ralentissements ou arrêts en avril et mai ; les plus nombreux, à la mi-mai, seront seuls retenus. Il est remarquable qu'ils affectent exclusivement l'orientation N des trois arbres les plus âgés (13, 8 et 15).

★ Pour l'ensemble des 18 séries de prélèvements, les dates de mise en place des 5, 25, 50, 75 et 95% du nombre total de cellules lignifiées peuvent être fixées en moyenne et respectivement au 17 avril, 13 mai, 4-5 juin, 3 juillet et 26 août (1) (tableau IV). La date de mise en place des 50% du nombre total de cellules présente la dispersion la plus faible parmi les dates de mise en place des différents pourcentages.

(1) L'exclusion des 4 séries de prélèvements (20 ESE, 13, 28 et 25 WSW) pour lesquels la date de mise en place des 95% a été extrêmement tardive (environ du 29/10, $V = 2,8\%$) ramène cette date au 7-8 août ($V = 11,2\%$).

Les périodes correspondant à la mise en place des 5-25, 25-50 et 50-75% du nombre total de cellules lignifiées ont été en moyenne de durée analogue, la durée de la période 25-50% étant légèrement plus courte que les deux autres (22 jours contre 26 et 28 jours) (tableau V). La dispersion globale de chacune de ces durées est élevée, surtout pour la période 50-75%.

La période 75-95% a été en moyenne, compte tenu de tous les arbres, deux fois plus longue que les trois périodes précédentes (1) (54 jours) ; son coefficient de variation est élevé.

Il n'existe pas de différence significative entre les arbres lorsque la longueur des périodes précédentes sert de base de comparaison, mais la différence entre eux est hautement significative (probabilité inférieure à 0,001) lorsque les dates de mise en place des 5, 25, 50, 75 et 95% sont considérées. Leur classement est le suivant : 15,25 ; 13,28 ; 8,20, l'arbre 15 présentant des dates toujours parmi les plus précoces, l'arbre 20, toujours parmi les plus tardives.

- Les *dates* de mise en place des 5 et 25% du nombre total de cellules lignifiées ont été en moyenne plus tardives sur l'orientation N que sur les deux autres, celles des 50, 75 et 95% plus tardives sur l'orientation WSW (2) (tableau IV). La date de mise en place des 5% ayant été quasi identique sur ESE et WSW, les dates des 25 et 50% ont été plus précoces sur ESE, celles des 75 et 95% sur N.

La dispersion des dates de mise en place de 5, 25, 75 et 95% du nombre total de cellules est plus faible sur l'orientation N (3) que sur les deux autres, celle des 50% sur WSW. La dispersion la plus forte se situe pour la date de mise en place des 5, 75 et 95% sur WSW, pour

-
- (1) Avec l'élimination de 20 ESE, 13, 28 et 25 WSW, cette période conserve une durée nettement supérieure aux précédentes : 44 jours ($V = 44,0\%$).
 - (2) Compte tenu des cas exceptionnels, la date de mise en place des 95% devient identique sur les orientations N et ESE (20 ESE exclu) et soit plus précoce (si 13, 28 et 25 WSW ne sont pas considérés) soit plus tardive (si les trois cas précédents sont seuls considérés) sur l'orientation WSW.
 - (3) Le coefficient de variation de la date de mise en place des 95% devient le plus faible sur WSW avec l'exclusion des cas aberrants.

celle des 25 et 50% sur ESE (1).

Pour chacune des trois orientations la date de mise en place des 95% présente le coefficient de dispersion le plus élevé (2). Pour l'orientation N la date de mise en place des 5% présente le coefficient de variation le plus faible. Pour les orientations ESE et WSW il s'agit de la date de mise en place des 50%.

- Pour chacune des orientations N et WSW prises séparément, la *durée* de chacune des périodes 5-25, 25-50 et 50-75% a été sensiblement la même (tableau V). Sur ESE la durée de la période 25-50% a été plus courte (21 jours) que celle des deux autres (27 et 32 jours). Pour chacune des trois orientations, la durée de la période 75-95% a été la plus longue (3).

Les coefficients de dispersion les plus faibles sont sur N et WSW (4) ceux de la période 25-50%, sur ESE ceux des périodes 5-25 et 25-50% (5).

La durée de chacune des quatre périodes distinguées dans l'intervalle de mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules a été d'une façon générale plus courte sur l'orientation N (6) que sur les deux autres, plus longue sur l'orientation WSW, la durée de certaines périodes étant souvent identique ou quasi identique sur deux orientations à la fois (5-25% : ESE et WSW ; 25-50% : N et ESE ; 50-75% : ESE et WSW).

Les coefficients de variation les plus faibles des durées de mise en place des 5 à 25 et 25 à 50% se situent sur l'orientation ESE,

-
- (1) L'exclusion des dates exceptionnelles de mise en place des 95% reporte la dispersion la plus élevée pour cette date sur ESE.
 - (2) Avec l'exclusion des cas exceptionnels, le coefficient le plus élevé devient pour l'orientation WSW celui de la date de mise en place des 5%.
 - (3) Même si les cas exceptionnels sont exclus.
 - (4) Mais sur WSW celui de la période 75-95% si ne sont considérées que les trois séries de prélèvements (13, 28, 25) où la date de mise en place des 95% a été extrêmement tardive.
 - (5) Même avec l'exception du cas particulier 20 ESE.
 - (6) Avec l'exclusion des cas exceptionnels, la durée de mise en place des 75 à 95% a été légèrement plus longue sur N que sur ESE et WSW, plus courte sur WSW que sur ESE et N.

ceux des durées des 50 à 75 et 75 à 95% sur l'orientation WSW, les plus élevées se situant dans le premier cas sur l'orientation N pour la période 5-25%, WSW pour la période 25-50% et dans le deuxième cas sur l'orientation ESE (1).

★ Dans quelques cas on observe, date après date, un nombre de cellules approximativement identique sur les différentes orientations examinées sur un même arbre (15 ESE et WSW du 1er avril au 30 juin) ou entre arbres (15 N, 8 ESE et 13 N du 1er avril au 20 juin ; 8 WSW et 13 WSW du 11 avril au 20 juin ; 15 WSW et 25 WSW du 21 avril au 19 août).

c. ANNEE 1971 (Fig. 7 et 14, tableaux III, IV, V, VI)

Les prélèvements n'ayant pas été effectués sur l'arbre 25, pour des raisons matérielles, au cours de l'année 1971, seuls cinq arbres seront examinés ici.

★ Le nombre total de cellules lignifiées formées par l'ensemble des cinq arbres et des orientations a été en moyenne de 40 (tableau III) mais, de fait, très variable ($V = 46,2\%$). L'arbre 28 d'une part (19 cellules), les arbres 13 et 20 d'autre part (52 et 53 cellules en moyenne) s'écartent de cette moyenne représentée par les arbres 15 et 8 (39 cellules).

Le plus grand nombre de cellules a été, en moyenne, produit sur l'orientation WSW (55 cellules) (tableau III), les orientations N et ESE présentant un nombre semblable (32 et 34 cellules) relativement assez proche pour ESE de la moyenne annuelle globale. Le nombre présenté par l'orientation ESE a été de loin le moins variable entre les arbres ($V = 21,5\%$ contre $39,2\%$ sur WSW et $54,5\%$ sur N).

★ La durée nécessaire à la mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été de 149 jours en moyenne (tableaux IV et V) - soit cinq mois, du 20 avril ($V = 7,5\%$) au 16 septembre ($V = 13,8\%$) - et n'a pas connu de très fortes variations entre les arbres et

(1) Avec l'exclusion des cas exceptionnels se produit une permutation des coefficients de variation de la période 75-95% qui deviennent le plus faible sur ESE, le plus élevé sur WSW.

les orientations ($V = 23,8\%$) (1).

Cette durée (tableau V) a été de plus en plus longue sur les orientations N, ESE puis WSW (131, 154 puis 162 jours), voisine de la moyenne globale sur ESE (154 jours), moins variable sur les orientations WSW ($V = 20,0\%$) et surtout ESE ($V = 15,4\%$) que sur l'orientation N ($V = 35,2\%$) (2).

★ Chaque arbre a présenté des cellules lignifiées dès les premiers jours du mois d'avril, dans la période du 1er au 11, sur une ou deux des trois orientations qui ont été examinées. Dans le cas 13 ESE, les premières cellules lignifiées sont même apparues dans les derniers jours du mois de mars. Tout laisse supposer le réveil effectif de l'activité cambiale début mars.

La date d'apparition des premières cellules lignifiées a été en moyenne semblable entre les trois orientations considérées.

★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules sur toute la période d'activité cambiale se sont pour la plupart produites en avril (1 et 21/4). Quelques unes se situent aux environs du 1er mai, des 10 et 30 juin et, au delà, des 10 et 20 juillet, 9 août, 8 et 28 septembre, au niveau des reprises (13 ESE et WSW, 28 WSW, 20 WSW, 8 WSW). Il n'y a pas eu d'accélération maximum au cours de la période d'activité cambiale de certains arbres, sur certaines orientations (15 N, 8 N, 28 N et ESE). Cette absence est fréquente sur N.

L'accélération moyenne maximum de toute la période d'activité pour l'ensemble des 15 séries de prélèvements de cette année 1971 ($m = 1$ cellule) se situe à la fois aux environs du 1er et du 21 avril ! Les accélérations moyennes maximums sont plus élevées sur WSW (1,6 cellules) que sur ESE (1,2 cellules) et N (1 cellule) et beaucoup plus tardives au N (environs du 31/5) qu'à l'ESE (environs du 21/4) et l'WSW (environs du 1/4).

(1) Elle est portée à 155 jours ($V = 17,0\%$), du 20 avril au 22 septembre ($V = 10,3\%$), si 28 N, où elle a été très courte, est exclu.

(2) L'exclusion de 28 N entraîne une diminution importante de ce coefficient de variation entre les arbres, qui passe à 18,2% et s'aligne sur celui des orientations ESE et WSW ; la durée de mise en place des 5-95%, 28 N excepté, est portée à 149 jours.

★ L'activité cambiale a été passablement irrégulière sur l'ensemble des arbres. Des périodes d'arrêts temporaires et de ralentissements ont été nombreuses à partir du mois de juillet, affectant tous les arbres, toutes les orientations ESE et WSW et trois sur cinq des orientations N.

Les phases d'arrêt temporaire ont été dans l'ensemble à peu près aussi fréquentes que les phases de ralentissement. Elles sont nombreuses sur ESE. Les unes et les autres ont intéressé les vingt premiers jours de juillet, le mois d'août et les premiers jours de septembre.

★ Les reprises (tableau VI) (13 sur les 15 séries de prélèvements) ont duré en moyenne 46 jours. Elles représentent 13,0 à 44,4% du nombre total de cellules lignifiées (1), en moyenne 24,8% de ce nombre pour les 15 séries de prélèvements, soit une moyenne absolue de 10 cellules. Elles peuvent être centrées approximativement sur fin juillet - début août pour les deux arbres (28 et 13) qui n'en présentent pas sur l'orientation N, et sur septembre ou septembre et début octobre pour les trois autres. Leurs débuts recouvrent la période du 10 juillet au 8 septembre.

Dans un même arbre, ces reprises, bien que grossièrement contemporaines entre les orientations (2), ont un paroxysme décalé d'une orientation à l'autre, selon les schémas suivants, du plus précoce au plus tardif : ESE-WSW (28 et 13), N-WSW (20), N-WSW-ESE (15), WSW-N?-ESE (8).

Présentes sur chacune des cinq séries de prélèvements effectués suivant les orientations ESE et WSW considérées mais absentes sur deux des cinq séries de prélèvements effectués suivant l'orientation N, les reprises ont duré approximativement aussi longtemps sur N, ESE et WSW (tableau VI). Elles ont été à l'origine d'un nombre de cellules moyen absolu beaucoup plus élevé sur WSW (17) que sur N (11) et ESE (8). Leur importance relative se trouve cependant nettement plus élevée sur N que

-
- (1) Seule la reprise relativement très importante de 8 N peut être mise en doute car l'anatomie dénote un état de repos cambial dans la période où elle est indiquée, infirmant ainsi les données des comptages de cellules.
 - (2) L'arbre 15, où la reprise de l'orientation N est nettement plus précoce que celle des deux autres orientations par ailleurs contemporaines, fait seule exception.

sur les deux autres orientations où elle atteint des valeurs comparables entre elles. Ces reprises ont été en moyenne un peu plus précoces sur ESE que sur WSW et N. La date de ces reprises correspond sensiblement à la fin de la période d'activité cambiale des rares séries de prélèvements qui ne présentent pas de reprise.

★ Les périodes d'activité cambiale importante se sont produites au cours des mois de mai et de juin chez tous les arbres et sur toutes les orientations. Chez certains d'entre eux, elles ont empiété sur le mois d'avril d'une part et sur le mois de juillet d'autre part. La plupart des reprises ont eu des périodes de ce type.

Les périodes globales d'activité cambiale importante ont débuté en moyenne plus tôt sur ESE que sur WSW puis N et leur durée a été nettement plus brève sur N que sur WSW et ESE où elle a été quasi identique. Une activité cambiale importante marque les reprises des orientations N (15, 8?), ESE (15, 8, 28), WSW (8, 20, 28).

Quelques phases de ralentissement ont eu lieu en mai et juin, les plus nombreuses durant la première décade de juin sur les orientations ESE et WSW.

★ Pour l'ensemble des 15 séries de prélèvements, les dates d'apparition des 5, 25, 50, 75 et 95% du nombre total de cellules lignifiées se situent en moyenne les 20 avril, 17 mai, 14-15 juin, 2 août (1) et 16 septembre (2) (tableau IV). La date de mise en place des 25% du nombre total de cellules présente le coefficient de variation le plus faible parmi les dates de mise en place des différents pourcentages.

Les périodes nécessaires à la mise en place des 5 à 25% et 25 à 50% du nombre total de cellules lignifiées ont eu en moyenne des durées semblables entre elles, assez courtes (27 jours, 29 jours) avec un coefficient de variation de même ordre ($V = 25,0\%$) (tableau V).

Les durées des périodes 50-75% et 75-95% ont été aussi semblables entre elles mais beaucoup plus longues que les précédentes

-
- (1) L'exclusion de la date de mise en place des 75% sur 8 N où la reprise est douteuse recule cette date au 30 juillet ($V = 15,7\%$).
 - (2) L'exclusion de la date de mise en place des 95% très précoce sur 28 N déplace cette date au 22 septembre ($V = 10,32\%$).

(49 et 45 jours) avec des coefficients de dispersion très élevés (1).

Les arbres comparés sur la base de la longueur des quatre périodes précédentes ne diffèrent pas significativement entre eux. Ils diffèrent par contre (probabilité inférieure à 0,01) par les dates de mise en place des cinq pourcentages considérés, l'arbre 28 présentant toujours des dates parmi les plus précoces, l'arbre 15 parmi les plus tardives (dans l'ordre : 28, 13, 20, 8, 15).

— La *date* de mise en place des 5% du nombre total de cellules lignifiées a été en moyenne plus tardive sur l'orientation N que sur les deux autres (tableau IV), celle des 25 et 50% plus précoce sur l'orientation ESE. Les dates des 75 et 95% ont été plus tardives sur l'orientation WSW. Il est remarquable que pour les 5, 25, 50 et 75% (2) les dates aient été identiques ou quasi identiques sur deux orientations, soit plus précoces, soit plus tardives que celles de la troisième. Dans le cas des 95% la progression est régulière de N à ESE puis WSW (3).

Le coefficient de variation des dates de mise en place de chacun des cinq pourcentages est toujours le plus faible sur WSW (4) ; le plus élevé se situe sur ESE pour les dates de mise en place des 5, 25 et 50%, sur N pour celles des 75 et 95% (4).

Pour chacune des orientations, la date de mise en place des 75% présente le coefficient de dispersion le plus élevé (4). Présentent le coefficient de dispersion le plus faible, pour N la date de mise en place des 5%, pour ESE celle des 50%, suivie de près par celle des 25%, pour WSW celle des 25%.

-
- (1) Le décompte de 8 N dans le premier cas et de 28 N dans le deuxième ne modifie pas sensiblement ces durées moyennes, qui passent à 45 et 47 jours, ni la valeur de leur coefficient de variation qui passe à 50,6 et 38,7%.
 - (2) L'exclusion de 8 N donne une date moyenne de mise en place de ce dernier pourcentage, nettement plus précoce sur N que sur ESE.
 - (3) Cependant, l'exclusion de 28 N aligne la date de mise en place de ce pourcentage au N avec celle d'ESE.
 - (4) L'exclusion des exceptions ne modifie en rien ce classement.

- Sur chacune des orientations, les *durées* de la période nécessaire à la mise en place des 5-25 et 25-50% du nombre total de cellules ont été voisines (tableau V). Les durées des deux périodes suivantes ont été toujours plus élevées que ces dernières. Sur N et WSW, la durée de la période 50-75% a été plus élevée que celle de la période 75-95% ; l'inverse se produit sur ESE (1).

Présentent les coefficients de variation les plus faibles entre les arbres, sur N (2) et ESE, la durée de mise en place des 25 à 50% du nombre total de cellules, sur WSW, la durée de mise en place des 5 à 25%.

Chacune des périodes 5-25, 25-50 et 50-75% a été régulièrement plus longue sur l'orientation WSW que sur les deux autres (3) bien que jamais, pour ces périodes, l'écart n'ait été grand entre les durées présentées sur cette orientation et celle des deux autres (dans le cas de la période 25-50%, cette durée a même été quasi identique à celle d'ESE). La période 75-95% a été plus longue sur l'orientation ESE (3).

Les durées des trois dernières périodes (25-50, 50-75 et 75-95%) ont été plus courtes sur l'orientation N (4), celle de la première (5-25%) sur l'orientation ESE.

Le coefficient de variation de ces durées, très élevé sur N pour les périodes 5-25, 50-75 et 75-95% (5) le sont sur WSW pour la période 25-50%. Les coefficients les plus faibles caractérisent l'orientation WSW pour la période 5-25%, N pour la période 25-50%, ESE pour les deux dernières (6).

-
- (1) 8 N et 28 N exclus, aberrants soit par la date de mise en place des 75% (8 N), soit par celle des 95% (28 N), la durée de mise en place des 50 à 75% s'aligne sur celle des deux périodes précédentes et se trouve inférieure à celle de la période 75-95%.
 - (2) Cette situation ne change pas sur N, exceptions mises à part.
 - (3) L'exclusion des cas exceptionnels accentue encore le phénomène.
 - (4) L'exclusion des deux cas exceptionnels ne change rien à cette répartition.
 - (5) et le restant d'ailleurs malgré l'exclusion des cas exceptionnels pour les périodes 50-75 et 75-95%.
 - (6) où l'exclusion des cas exceptionnels ne change rien.

★ Enfin on note, date après date, le même nombre de cellules sur 15 N et ESE d'avril à fin juillet, 28 N et WSW d'avril à fin juin d'une part, et sur 8 WSW et 20 WSW d'avril à début septembre, 8 WSW, 13 ESE et 20 WSW d'avril à mi-juin, d'autre part.

d. Comparaison de l'activité cambiale des arbres vieux au cours des années 1969, 1970 et 1971 (fig. 15, tableaux III à VII).

α . Rôle du facteur "arbre"

Comme dans le cas des arbres jeunes, les arbres vieux ont été comparés entre eux (1) pour l'ensemble des trois années, sur la base de chacun des termes chiffrables de l'analyse. Le test de Friedman a été utilisé.

Il apparaît que durant ces trois années les arbres n'ont été significativement différents les uns des autres qu'en ce qui concerne le nombre total de cellules lignifiées mises en place. D'une façon générale, l'arbre 28 a présenté le nombre de cellules le plus faible, l'arbre 13, le nombre le plus élevé, les arbres se classant par ordre croissant de production cellulaire de la façon suivante : 28, 8, 15, 20, 13, indépendamment de leur âge (tableau VII).

Au contraire des arbres jeunes, il n'a pas été possible de tester le rôle des orientations dans l'activité cambiale car l'indépendance intrinsèque de ces dernières ne pouvait être présupposée, chaque arbre ayant été sondé suivant les trois orientations à la fois.

β . Rôle du facteur "année"

La comparaison du déroulement de l'activité cambiale entre les trois années a été effectuée suivant le même principe que pour les arbres jeunes en tenant compte des variations relatives parfois faibles mais non moins réelles de chacun des termes de l'analyse (2). Pour chacun de ces termes ont été successivement considérés le comportement de l'ensemble des prélèvements effectués au cours des trois années et celui de chacune des orientations N, ESE et WSW.

(1) L'arbre 25 n'ayant pas subi de prélèvements en 1971, seuls cinq arbres sur six analysés en 1969 et en 1970 ont été comparés.

(2) Pour cette comparaison, les cas exceptionnels distingués au cours de

1°) ★ Le nombre total moyen de cellules lignifiées (tableau III) a été plus faible en 1970 (30 cellules) qu'en 1971 (40 cellules) et qu'en 1969 (70 cellules). Les nombres de cellules formées en 1970 et en 1971 représentent respectivement 43 et 57% du nombre de cellules formées en 1969.

La dispersion du nombre total de cellules parmi les séries de prélèvements est toujours très élevée et en progression de 1969 (36,6%) à 1970 (40,8%) et 1971 (46,2%).

★ Sur chacune des orientations (tableau III), le nombre moyen de cellules le plus faible a toujours été produit en 1970, le plus élevé en 1969. La dispersion la plus élevée de ce nombre parmi les arbres se situe, pour WSW et N en 1971, pour ESE en 1970, la plus faible pour N en 1970 ESE, en 1971, WSW en 1969.

L'orientation WSW a produit, chaque année, le nombre moyen de cellules le plus élevé par rapport aux deux autres orientations, l'orientation N le nombre de cellules le plus faible, cependant voisin du nombre de cellules formées sur ESE en 1970 et en 1971.

La dispersion la plus forte de ce nombre de cellules parmi les arbres se trouve en 1969 et en 1971 sur N, en 1970 sur WSW. La plus faible marque tour à tour WSW en 1969, N en 1970, ESE en 1971. Dans ce dernier cas, il s'agit de la dispersion la plus faible qui ait été enregistrée pour les trois orientations sur les trois ans. En 1969 et en 1970, le nombre moyen de cellules formées sur l'orientation ESE a été proche du nombre moyen global calculé sur l'ensemble des séries de prélèvements.

2°) ★ La mise en place des 5 à 95% du nombre total de cellules lignifiées a été en moyenne longue en 1969 (tableau V), moins longue en 1971, moins longue encore en 1970. Pour des dates voisines d'apparition des 5% au mois d'avril (en moyenne les 27, 16 et 20 avril) (tableau IV), un peu plus tardives d'une semaine environ en 1969 qu'en 1970 et qu'en 1971, les dates des 95% ont connu un décalage important entre les trois années, la plus précoce se situant en 1970 (26 août), la plus tardive en 1969 (13 octobre) une quarantaine de jours après, l'année 1971 présentant une date intermédiaire (16 septembre).

La dispersion globale de la durée de la période 5-95% est relativement élevée en 1970, plus faible en 1971 et surtout en 1969.

Il en est de même de la dispersion globale des dates de mise en place de chacun des pourcentages limites.

★ Pour chacune des orientations, les dates de mise en place des 5% ont été un peu plus tardives en 1969 qu'en 1970 et 1971 (tableau IV). Leur dispersion entre les arbres est faible pour N en 1970, ESE en 1969, WSW en 1971, élevée pour N en 1969, ESE en 1971 - peu différente de ESE en 1970 - WSW en 1970.

Les dates de mise en place des 95% les plus précoces se situent toujours en 1970, les plus tardives en 1969. Leur dispersion entre les arbres est la plus faible en 1969, quelle que soit l'orientation, elle est la plus forte pour ESE et WSW en 1970, N en 1971.

Pour chacune des orientations, la durée de la période 5-95% a varié entre les trois années de la même façon que la durée moyenne globale (tableau V). Elle a été la plus courte en 1970, avec la dispersion en général la plus élevée parmi les arbres, la plus longue en 1969, avec la dispersion en général la plus faible. N en 1971, WSW en 1970 présentent la dispersion la plus importante qui ait été enregistrée.

Quelle que soit l'année, la date de mise en place des 5% a été la plus tardive sur l'orientation N, les orientations ESE et WSW, moins tardives, présentant toujours des dates voisines. La dispersion de ces dates est la plus élevée sur N en 1969, WSW en 1970, ESE en 1971, la plus faible sur ESE en 1969, N en 1970, WSW en 1971.

Quelle que soit l'année, la date de mise en place des 95% a toujours été plus précoce sur N (quelquefois de peu) que sur ESE et WSW, les dates les plus tardives se situant sur WSW en 1969 et 1971, ESE en 1970. N d'une part, WSW d'autre part, ont présenté tantôt la dispersion la plus forte de cette date entre les arbres (N : 1969, 1971 ; WSW : 1970), tantôt la dispersion la plus faible (WSW : 1969, 1971 ; N : 1970).

Quelle que soit l'année, c'est toujours sur l'orientation WSW que la durée moyenne de la période 5-95% a été la plus longue, la plus courte se situant sur N. En 1969 la différence des durées entre N et ESE, en 1971 celle des durées entre ESE et WSW est relativement faible.

La dispersion des durées parmi les arbres est élevée sur N en

1969 et 1971, WSW en 1970, faible sur ESE en 1970 et 1971, WSW en 1969. Quelle que soit l'année, la durée de la période de mise en place des 5-95% du nombre total de cellules lignifiées est voisine sur ESE de la moyenne globale.

3°) ★ Le réveil de l'activité cambiale peut être situé au mois de mars pour les trois années. En 1970, les premières cellules lignifiées apparaissant sur certains arbres dès la deuxième quinzaine de mars, il est possible que ce réveil se soit produit dès les derniers jours de février.

★ Pour la seule orientation N, les premières cellules lignifiées sont apparues plus précocement en 1971 qu'en 1969 et 1970. Pour ESE et WSW, ceci s'est produit en 1970.

L'apparition des premières cellules lignifiées s'est faite plus tardivement sur l'orientation N en 1969 et en 1970 que sur les deux autres orientations, peu différentes sur ce point. En 1971, elle s'est faite approximativement à la même date sur les trois orientations.

Il n'y a pas lieu d'envisager des caractères individuels ou écologiques spéciaux pour l'arbre 8 où les premières cellules lignifiées sont apparues à une date extrêmement tardive sur l'orientation N en 1969. Le comportement du cambium de cet arbre sur les deux autres orientations cette année là, d'une part, et celui de cette même orientation N les deux années suivantes, d'autre part, laissent supposer qu'il s'est agi d'un phénomène fugace.

4°) ★ Les accélérations maximums de la mise en place des cellules se sont en majorité produites en avril jusqu'au 1er mai, quelle que soit l'année. Au delà, juin, juillet, août et septembre en ont encore présenté, plus nombreuses en 1969 qu'en 1970 et 1971, pour la plupart situées au cours des reprises. Quelle que soit l'année, certains arbres n'en ont pas présenté sur une ou deux des orientations considérées. Ceci s'est produit préférentiellement sur les orientations ESE en 1970, N en 1971.

L'accélération moyenne maximum, située aux environs du 11 avril en 1969, 10 jours plus tard en 1970, aux environs du 1er et du

21 avril en 1971, a été faible au cours des trois années mais surtout en 1970 (0,8 cellule ; 1,1 et 1,0 cellules en 1969 et en 1971).

★ Pour chacune des orientations ESE et WSW, l'accélération moyenne maximum la plus faible s'est située en 1970, la plus élevée en 1971 ; la différence entre les trois années est surtout sensible sur WSW. Pour l'orientation N, l'accélération moyenne maximum la plus faible s'est située en 1971, la plus élevée, à la fois en 1969 et en 1970. Les orientations N en 1971, WSW en 1970, ESE en 1969, ont présenté l'accélération la plus faible, la plus importante affectant N et WSW en 1969, N en 1970, WSW en 1971.

Pour l'orientation N, l'accélération moyenne maximum a été plus tardive en 1971 qu'en 1969 surtout ; pour l'orientation ESE, elle a été plus précoce en 1970 qu'au cours des deux autres années ; pour l'orientation WSW elle l'a été en 1971.

L'accélération moyenne maximum s'est produite un peu plus tard sur ESE que sur N et WSW en 1969. Toujours sur ESE, elle a été un peu plus précoce que sur N en 1970, l'orientation WSW présentant cette année là une accélération moyenne maximum à chacune des dates présentées par les deux autres orientations. En 1971, elle a été nettement plus précoce sur WSW que sur ESE et N.

L'absence de toute accélération maximum pour la période de mise en place du cerne ne caractérise aucune orientation particulière en 1969 mais marque surtout ESE en 1970, N en 1971.

5°) L'activité cambiale s'est faite sur le mode discontinu avec arrêts ou ralentissements temporaires sur presque tous les arbres en 1969 et en 1970, sur tous les arbres en 1971. Les ralentissements temporaires ont prédominé en 1969 et se sont produits avec une fréquence quasi égale à celle des arrêts temporaires en 1971. Seuls des arrêts temporaires ont été enregistrés en 1970.

En 1969, l'orientation WSW n'a présenté que des ralentissements, en 1971, les arrêts ont prédominé sur ESE.

D'une façon générale, ces phénomènes ont été contemporains de la fin de la période d'activité cambiale des arbres ou des orientations

qui n'ont pas présenté de reprise automnale ; ils ont pu se produire bien avant cette fin. Ils se situent sur les mois de juillet, août et septembre. Ils ont été, dans leur ensemble, plus précoces en 1971 (juillet - début septembre) qu'en 1969 (août, septembre et même début octobre), 1970 les présentant, selon les arbres, sur des périodes identiques soit à celles de 1971, soit à celles de 1969.

6°) ★ Les reprises ont été beaucoup plus nombreuses en 1971 qu'en 1970 et 1969 où leur nombre est peu différent (fig. 15, tableau VI). Leur durée moyenne, leur importance absolue et relative la plus faible se situent en 1970, la plus élevée en 1971. Leurs débuts se sont répartis sur une période beaucoup plus longue en 1970 (presque trois mois) qu'en 1969 (un mois et demi environ) et 1971 (deux mois environ). Cette période, un peu plus longue en 1971 qu'en 1969, a aussi été plus précoce en 1971.

Les reprises se sont produites au cours des mois d'août et septembre essentiellement. En 1969, elles ont été dans leur ensemble nettement plus tardives (septembre et octobre) qu'en 1971 (juillet, août, septembre et octobre). En 1970, les unes se localisent en août et septembre, comme en 1971, les autres en octobre, comme en 1969.

★ Les reprises affectant deux ou les trois orientations d'un même arbre ont été à peu de chose près contemporaines pour cet arbre, sauf cas exceptionnel en 1970 (fig. 15, tableau VI). Cependant, leur paroxysme est le plus souvent décalé d'une orientation à l'autre, plus tardif sur N et ESE en 1969, ESE en 1970, WSW et éventuellement ESE en 1971 que sur les deux autres orientations.

Quelle que soit l'orientation, le nombre de reprises a toujours été plus grand en 1971 qu'en 1969 et qu'en 1970. C'est en 1970 qu'il a été le plus petit.

Quelle que soit l'année, c'est toujours l'orientation N qui a présenté le plus petit nombre de reprises, ESE et WSW présentant un nombre de reprises tantôt équivalent (1970 et 1971), tantôt peu différent et alors légèrement plus grand sur ESE (1969).

Les reprises les plus longues se sont toujours produites en 1971 quelle que soit l'orientation, les plus courtes en 1970. La durée des reprises la plus variable entre les orientations se situe en 1970 où ESE présente la durée la plus longue, N la durée la plus courte suivie de près par WSW.

Sur chacune des orientations, le nombre absolu le plus important de cellules formées au cours des reprises se situe en 1969, le nombre le plus faible se situe sur les orientations N et WSW en 1970, sur ESE en 1971.

En 1969 et en 1971, l'orientation WSW, en 1970, l'orientation ESE présentent le nombre de cellules le plus important vis-à-vis des deux autres orientations, le plus faible se situant en 1969 et en 1970 sur N, en 1971 sur ESE.

L'importance relative des reprises vis-à-vis du nombre total de cellules est la plus forte en 1971, sur chacune des orientations, les reprises d'ESE présentant cependant en 1970 une importance quasi identique à celle de cette même orientation en 1971. L'importance relative la plus faible se situe pour N et WSW en 1970, pour ESE en 1969.

Présentent les reprises relativement les moins importantes en 1969 et en 1970 l'orientation N, en 1971 l'orientation ESE. Les reprises les plus importantes se situent en 1969 sur WSW, en 1970 sur ESE, en 1971 sur N.

Quelle que soit l'orientation, les reprises les plus précoces, et de loin, pour les trois années se sont produites en 1971, les plus tardives se sont produites pour N et ESE en 1969, pour WSW en 1969 et 1970.

En 1969 et en 1971, les reprises ont été en moyenne un peu plus tardives sur l'orientation N que sur les deux autres ; en 1970, elles l'ont été sur WSW. Pour 1970 et 1971, les reprises les plus précoces ont eu lieu sur ESE ; en 1969, elles ont eu lieu sur WSW, mais sont cependant quasi contemporaines de celles enregistrées sur ESE.

7°) ★ Les périodes d'activité cambiale importante par rapport à l'activité moyenne enregistrée sur chacune des orientations ont toujours, pendant les trois années, englobé les mois de mai, juin et juillet. En 1969, elles se sont prolongées jusqu'en août, en 1970 et en 1971, elles ont débuté au mois d'avril.

Une activité cambiale importante a pu quelquefois se manifester au cours des reprises, en 1971 notamment, mais cette année plus

rarement sur N que sur ESE et WSW. En 1969 et en 1970 l'activité cambiale importante au cours des reprises a été légèrement plus fréquente sur ESE que sur N et WSW.

★ Repérables sur *tous* les arbres quelle que soit l'année, les périodes d'activité cambiale importante n'ont eu lieu sur les trois orientations à la fois qu'en 1971. En 1969 et en 1970, elles ont toujours été présentes sur l'orientation ESE. En 1970, elles ont été moins nombreuses sur WSW que sur N et ESE.

Pour l'orientation N, leur fréquence, légèrement plus faible qu'en 1971, est la même en 1969 et en 1970, pour l'orientation WSW elle est, en 1970, la plus faible des trois années.

Quelle que soit l'orientation, les périodes d'activité cambiale importante ont toujours débuté beaucoup plus tard en 1969 qu'en 1970 et 1971. Pour les orientations N et WSW, elles ont débuté plus tôt en 1970 qu'au cours des deux autres années. Pour l'orientation ESE, elles ont été très précoces en 1971, presque autant en 1970.

Les périodes d'activité cambiale importante ont débuté en moyenne plus tard sur N en 1970 et 1971. En 1969 elles ont en moyenne débuté plus tard sur ESE que sur les orientations N et WSW (peu différentes).

Pour les orientations ESE et WSW, l'extension des périodes d'activité cambiale importante, de loin la plus faible des trois années, se situe en 1969, pour N elle se situe en 1971 ; l'extension la plus forte se situe pour ESE et WSW en 1970, pour N en 1969.

L'extension des périodes d'activité cambiale importante a été plus petite sur N que sur ESE et WSW en 1970 et en 1971. En 1969, par contre, elle a été plus petite sur WSW. C'est en 1969 également qu'elle a été la plus variable entre les trois orientations.

Quelques phases de ralentissement ont été enregistrées pendant les mois de mai et de juin au cours des trois années. Alors qu'en 1970 le plus grand nombre de ces phases se rencontre durant la deuxième décade de mai et correspond à l'orientation N, ce nombre se situe

en 1971 durant la première décade de juin et intéresse les orientations ESE et WSW, en 1969 durant les deux premières décades de ce même mois et concerne toutes les orientations, avec une légère dominance pour WSW.

8°) ★ Les *dates* de mise en place des 5, 25, 50, 75 et 95% du nombre total de cellules les plus tardives pour les trois années se situent en 1969, les plus précoces en 1970 (tableau IV). La différence entre 1970 et 1971 est faible pour les dates de mise en place des 5 et 25% notamment. Le classement précédent des trois années, en ce qui concerne la date de mise en place de chacun des cinq pourcentages, se retrouve pour chacune des orientations.

Pour l'ensemble des arbres, les dates de mise en place des 25, 50 et 95% présentent sur les trois années le coefficient de variation le plus faible en 1969. Celles des 5% le présentent en 1971, celles des 75% en 1970. Le coefficient de variation le plus élevé pour les trois années se situe pour 5, 25 et 95% en 1970, pour 50 et 75% en 1971.

Le classement précédent ne se vérifie plus exactement lorsque les orientations sont considérées séparément : la dispersion la plus faible de la date des 95% se retrouve bien en 1969 pour chacune d'elles, mais celle des 25% et 50% ne se retrouve, en 1969, que sur ESE etc.

Parmi les cinq dates considérées chaque année, la date de mise en place des 50% présente la plus faible dispersion en 1969 et en 1970, celle des 25% en 1971. Présentent la plus forte dispersion en 1969, la date de mise en place des 5%, en 1970 celle des 95%, en 1971, celle des 75%. Ceci ne se retrouve pas exactement pour chacune des orientations.

Il est remarquable que, pour les trois années, les dates les plus tardives de mise en place des 50, 75 et 95% se situent sur WSW et que les dates les moins tardives de mise en place des 95% se situent sur N. En ce qui concerne les dates de mise en place des 5 et 25%, il apparaît que tantôt N (au cours des trois années) pour la date de mise en place des 5%, tantôt N (en 1970 et en 1971) et WSW (en 1969) pour la date de mise en place des 25% présentent les dates les plus tardives, les dates les moins tardives se partageant entre les deux autres orientations. Chaque année et quel que soit le pourcentage considéré, la date la plus tardive pour les trois orientations ne figure jamais sur ESE.

Pour chacune des dates de mise en place des 5, 25, 50, 75 et 95% du nombre total de cellules, l'orientation présentant la dispersion la plus faible (ou la plus forte) varie presque toujours suivant l'année. Seules peuvent être notées les exceptions suivantes : 1°) pour les dates de mise en place des 25 et 50%, la dispersion la plus forte en 1970 et en 1971 sur ESE, 2°) pour la date de mise en place des 75%, la dispersion la plus forte en 1969 et en 1971 sur N, 3°) pour la date de mise en place des 50%, la dispersion la plus faible en 1970 et en 1971 sur WSW.

★ En 1969 et en 1970, les *périodes* de mise en place des 5-25, 25-50, 50-75% du nombre total de cellules lignifiées sont de longueur semblable et inférieure (notamment en 1970) à la période de mise en place des 75 à 95% (tableau V). En 1971, les durées des périodes 5-25, 25-50 d'une part, semblables entre elles, sont nettement inférieures à celles des périodes 50-75 et 75-95% d'autre part, semblables aussi entre elles. Chaque orientation reflète le classement précédent des trois années.

Quelle que soit l'année, la dispersion entre les différentes séries de prélèvements de la durée des diverses périodes distinguées dans l'intervalle 5-95% est toujours plus élevée pour les périodes 50-75% et 75-95% que pour les périodes 5-25 et 25-50%. Ceci se vérifie pour chacune des orientations.

La comparaison de la durée de chacune des quatre périodes au cours des trois années montre qu'en ce qui concerne les périodes 5-25, 25-50, 50-75%, la durée la plus courte se situe en 1970, la plus longue en 1969 (5-25, 25-50) ou en 1971 (50-75%). Pour la période 75-95%, la durée la plus courte est en 1971, la plus longue en 1970. La différence entre les trois années de chacune de ces durées est peu accusée pour la période 75-95%.

Le classement précédent des années sur la base des durées plus ou moins longues des périodes délimitées par les pourcentages se vérifie pour chacune des orientations en ce qui concerne la durée de mise en place des 25-50 et 50-75% seulement. Ce classement général n'est plus respecté pour la période 5-25% sur ESE, pour la période 75-95% sur N et ESE.

La dispersion la plus forte de la durée de chacune des périodes, quelle qu'elle soit, se situe en 1970, la plus faible en 1969, sauf pour la période 5-25% où elle se situe en 1971. Au niveau de chacune des orientations, la dispersion de chacun des pourcentages pour les trois années obéit rarement au classement précédent.

Il est remarquable que, pendant les trois années, la durée des périodes 5-25 et 25-50% ait été la plus longue sur l'orientation WSW et que la durée des périodes 25-50 et 50-75% ait été la plus courte sur l'orientation N. Les combinaisons deviennent complexes dans tous les autres cas. Il apparaît toutefois que pour les périodes 50-75 et 75-95%, les durées les plus longues se situent sur WSW, éventuellement sur ESE, mais jamais sur N, les durées les plus courtes pour les périodes 5-25 et 75-95% ne se situant jamais sur WSW mais sur N et éventuellement sur ESE (en 1969 pour la période 75-95% , en 1971 pour la période 5-25%).

Pour la durée de chacune des périodes 5-25, 25-50, 50-75 et 75-95%, l'orientation présentant la dispersion la plus faible (ou la plus forte) est souvent la même deux années sur trois. Il est remarquable que pour chacune de ces périodes la dispersion la plus faible se situe à la fois en 1969 et en 1970 sur les orientations ESE (période 5-25 et 25-50%) ou WSW (période 50-75 et 75-95%). Pour la période 5-25% la dispersion la plus élevée caractérise l'orientation N au cours des trois années.

★ Les trois années durant, il s'avère que les arbres ont différencié entre eux sur la base de la plus ou moins grande précocité des dates de mise en place des cinq pourcentages considérés dans l'intervalle 5-95% mais non sur les durées des périodes écoulées entre ces dates. En ce qui concerne les dates, le classement des arbres diffère chaque année. Parmi les cinq arbres considérés, l'arbre 15 se signale par le fait qu'il présente les dates de mise en place des cinq pourcentages les plus tardives en 1969 et 1971, les plus précoces en 1970.

9°) Des séries de nombres de cellules identiques sur une certaine période n'ont été trouvées que sur l'arbre 15 pour les trois années

considérées. Ce phénomène ne se manifeste pas sur les autres arbres aussi régulièrement. Il se répartit à peu près équitablement entre les trois orientations en 1969 mais semble caractériser l'orientation WSW en 1970 et en 1971.

10°) ★ Une récapitulation de l'ensemble des observations précédentes concernant l'ensemble des prélèvements et chacune des orientations des arbres vieux fait apparaître un certain nombre de points.

En ce qui concerne l'ensemble des prélèvements distingués dans la période d'activité cambiale, très peu d'évènements ont des caractéristiques identiques au cours des trois années. Cette remarque répète celle qui a été faite pour les arbres jeunes, mais les évènements en question ne sont pas les mêmes que ceux qui ont été repérés chez ces derniers. Il s'agit en effet ici de la durée globale de la période d'activité cambiale importante et de la présence d'une activité cambiale de ce type au cours des reprises.

Le plus souvent, les caractéristiques diffèrent entre les trois années et marquent chacune d'elles de façon particulière.

L'année 1969 est marquée, comme chez les arbres jeunes, par le retard de la plupart des évènements vis-à-vis des deux autres années, le nombre total de cellules le plus élevé, la dispersion la plus faible de ce nombre entre les diverses séries de prélèvements. Elle se distingue des deux autres années, et ceci est plus net que chez les arbres jeunes, par la plus longue durée de la période 5-95%, par la dispersion généralement la plus faible entre les diverses séries de prélèvements de la plupart des dates et des durées envisagées. Une plus grande fréquence, par rapport à 1970, des ralentissements sur les arrêts temporaires peut être aussi notée.

L'année 1970 se distingue des deux autres années, comme chez les arbres jeunes, par la précocité, plus constante que chez ces derniers, de la plupart des évènements et surtout par leur plus courte durée, par le plus petit nombre de cellules mises en place (nombre total, nombre formé au cours des reprises, accélération moyenne maximum), par la plus forte dispersion entre les différentes séries de prélèvements de la plupart des dates et de la totalité des durées considérées (ce dernier caractère moins accusé que chez les arbres jeunes en ce qui concerne les dates, mais beaucoup plus accusé en ce qui concerne les durées).

L'année 1970 est encore marquée, comme chez les arbres jeunes, mais de façon plus nette, par une plus grande fréquence qu'en 1969 et 1971 des arrêts temporaires sur les ralentissements. Seule différence notoire avec les arbres jeunes : l'étalement des débuts des reprises nettement plus grand qu'en 1969 notamment.

L'année 1971 se caractérise, comme chez les arbres jeunes, par la généralisation des phénomènes de reprise à tous les arbres ainsi que par celle des période d'activité cambiale importante. Elle se caractérise aussi, toujours comme chez les arbres jeunes, par la précocité du début des reprises vis-à-vis des deux autres années (une des deux exceptions à la précocité des dates observée en 1970) , par leur grande importance, tant absolue que relative, par leur longue durée. C'est la seule année où, chez les arbres vieux seulement, la période d'activité cambiale présente, par deux fois, une accélération moyenne maximum. L'année 1971 se caractérise enfin par la précocité du début des périodes d'activité cambiale importante vis-à-vis des deux autres années (deuxième exception à la précocité des dates observée en 1970) et par la dispersion la plus forte du nombre de cellules entre les différentes séries de prélèvements.

Au cours de l'année 1971, les caractères de certains événements s'alignent sur ceux de 1970 - cependant de façon moins nette que chez les arbres jeunes - (précocité des dates de mise en place des 5 et 25%, début de l'activité cambiale importante), ou sur ceux de 1969 (valeur de l'accélération moyenne maximum). Certains autres événements présentent enfin, de façon plus tranchée que chez les arbres jeunes, un caractère intermédiaire entre les caractères présentés par les deux autres années. Il s'agit de l'étalement du début des reprises, de la plupart des dates de mise en place des différents pourcentages et de la durée des périodes qu'elles délimitent, de la dispersion de ces dates parmi les diverses séries de prélèvements et surtout de la dispersion des durées des différentes périodes distinguées.

Comme chez les arbres jeunes, la longueur totale de la période d'activité cambiale définie par la date de mise en place des 5 et 95% du nombre total de cellules varie plus d'une année à l'autre par la date de mise en place des 95% que par celle des 5%.

Chaque année, comme chez les arbres jeunes encore, parmi les quatre périodes distinguées dans l'intervalle 5-95%, les durées qui présentent la plus forte dispersion entre les arbres sont celles des périodes 50-75 et 75-95%. Les dates qui présentent la plus faible dispersion sont celles de la mise en place des 25 ou des 50%.

La variation relative de la dispersion entre les arbres des différentes dates considérées chaque année les marque de façon particulière. L'année 1969 se distingue en effet des deux autres par la plus grande variation entre les arbres de la date de mise en place des 5% vis-à-vis de la date de mise en place des autres pourcentages, 1970 par la plus grande variation de la date de mise en place des 95%, 1971 par celle des 75%. La variation la plus faible marque 1969 et 1970 sur la date de mise en place des 50%, 1971 sur celle des 25%.

Comme chez les arbres jeunes, c'est en 1971 uniquement que la durée de la période 50-75% est semblable à celle de la période suivante.

Enfin, au contraire des arbres jeunes, l'intervention du facteur "année" ne peut être décelée dans les particularités réciproques des arbres en ce qui concerne les dates de mise en place des différents pourcentages et la durée des périodes qu'elles délimitent. Cependant, dans les cas de variation (cf. p. 80), il est possible que ce facteur se fasse sentir au niveau même du classement des arbres, jamais le même au cours des trois années.

★ En ce qui concerne les orientations, très peu d'évènements présentent une même année des caractéristiques semblables sur les trois orientations à la fois. Ceci se produit en 1969 et en 1971 pour la durée des reprises, en 1971 seulement pour la date d'apparition des premières cellules lignifiées et la fréquence de l'activité cambiale importante.

- Sur l'ensemble des trois années, une orientation peut présenter certains caractères plus fréquemment que les deux autres (ceci est beaucoup plus marqué que chez les arbres jeunes).

L'orientation *ESE* présente, en effet, avec le plus de constance une position intermédiaire entre les deux autres orientations, tant en ce qui concerne les caractéristiques des dates que celles des durées et en ce qui concerne la dispersion entre les arbres des dates de mise en place des 95% de cellules.

L'orientation *N* se distingue par les durées des diverses périodes presque toujours les plus courtes par rapport aux deux autres orientations, la précocité de la date de mise en place des 95%, la faible fréquence des reprises.

L'orientation *WSW*, enfin, se caractérise par les dates les plus tardives de la mise en place de la plupart des pourcentages de cellules (50, 75 et 95%), par les durées les plus longues de la plupart des périodes (5-95%, 5-25%, 25-50%), le nombre total de cellules le plus important vis-à-vis des deux autres orientations.

- Sur la base des caractéristiques de certains événements, les orientations se classent de façon quelquefois identique au cours de deux années, mais souvent aussi de façon bien typique d'une année donnée.

Les années 1969 et 1970 présentent de nombreux événements affectant de la même façon l'une des trois orientations. Pour l'une et l'autre année, c'est sur l'orientation *N* que les premières cellules lignifiées apparaissent le plus tard et que l'importance absolue et relative du nombre de cellules formées au cours des reprises est le plus faible. Au cours de ces deux années, une activité cambiale importante marque sans aucune exception l'orientation *ESE*. Une activité cambiale de ce type sur les reprises est plus fréquente sur cette orientation que sur les deux autres ; le nombre total de cellules y est aussi voisin de la moyenne totale calculée sur l'ensemble des séries de prélèvements, sa variation entre les arbres intermédiaire entre celle des deux autres orientations.

Pour *les années 1969 et 1971*, le début des reprises est plus tardif sur *N* que sur les deux autres orientations. Les dispersions entre les arbres de la durée de la période 5-95%, de la date de mise en place des 95% de cellules et du nombre total de cellules sont aussi les plus fortes sur cette orientation. La dispersion de la date de mise en place des 95% est la plus faible sur l'orientation *WSW* qui présente aussi le nombre absolu de cellules formées au cours des reprises le plus important.

Chacune des *années 1970 et 1971* présente sur l'orientation *ESE* la date la plus précoce du début des reprises et la variation la plus faible entre les arbres de la période 5-95%. Sur l'orientation *N*

se situent le début le plus tardif de l'activité cambiale ainsi que la durée la plus courte de la période d'activité cambiale importante.

L'année 1969 doit son caractère propre à un partage à peu près identique, entre les trois orientations, des caractéristiques des événements considérés. Au cours de cette année, en effet, et chaque fois par rapport aux deux autres orientations, l'orientation *WSW* présente la plus grande précocité du début et du paroxysme des reprises, la plus faible durée de la période d'activité cambiale importante comme la plus faible dispersion de la durée de la période 5-95%. L'orientation *ESE* présente le retard le plus grand vis-à-vis des deux autres orientations de l'accélération moyenne maximum comme du début de l'activité cambiale importante, les plus faibles valeurs de la dispersion de la date de mise en place des 5% comme la plus faible valeur de l'accélération moyenne maximum. L'orientation *N* présente les valeurs les plus élevées de la dispersion de la date de mise en place des 5%, de la fréquence des ralentissements par rapport aux arrêts temporaires, mais par contre le plus petit nombre total de cellules.

Le caractère propre de l'année 1970 tient essentiellement aux caractéristiques des événements notées sur l'orientation *WSW*. Par rapport aux deux autres, l'orientation *WSW* présente, en effet, le retard le plus grand du début des reprises, la plus forte dispersion des dates de mise en place des 5 et 95% et du nombre total de cellules, de la durée de la période 5-95% et du nombre total de cellules, le plus grand nombre d'absences d'activité cambiale importante et la plus faible valeur de l'accélération moyenne maximum.

L'orientation *ESE* présente, cette année là, la plus grande précocité de l'accélération moyenne maximum et la plus longue durée ainsi que la plus grande importance, tant absolue que relative, des reprises. L'orientation *N* présente la dispersion la plus faible des dates des 5 et 95% comme du nombre total de cellules, mais la valeur la plus forte de l'accélération moyenne maximum.

Le caractère propre de l'année 1971 tient par contre aux caractéristiques observées sur l'orientation *ESE* : forte dispersion entre les arbres de la date des 5%, forte fréquence des arrêts sur les ralentisse-

ments temporaires, mais faible dispersion du nombre total de cellules, importance absolue et relative faibles du nombre de cellules formé au cours des reprises.

L'orientation *WSW* présente la plus grande précocité de l'accélération moyenne maximum, sa plus forte valeur aussi, mais la plus faible dispersion entre les arbres de la date de mise en place des 5%. L'orientation *N*, enfin, présente la plus faible valeur de l'accélération moyenne maximum, la plus faible fréquence d'une activité cambiale importante au cours des reprises, mais par contre l'importance relative du nombre de cellules formées au cours des reprises la plus forte.

- Peu de caractéristiques sont communes aux trois années pour une même orientation. Seules, en effet, toutes les séries de prélèvements effectuées selon l'orientation *ESE* présentent chaque année une période d'activité cambiale importante.

En dehors de ce caractère constant, les caractéristiques de chacun des événements varient suivant l'année, pour chacune des trois orientations considérées, selon un processus à quelques exceptions près identique à celui qui a été mis en évidence p. 81 et 82 sur l'ensemble des observations.

3. Comparaison des arbres jeunes et vieux

Trois conclusions se dégagent de la récapitulation précédente et de la récapitulation effectuée au terme de l'analyse de l'activité cambiale des arbres jeunes (p. 49 et 50).

a. Les grands traits de variations annuelles de l'activité cambiale se retrouvent avec une constance remarquable chez les deux groupes d'arbres jeunes et vieux considérés. Cependant, les variations (entre orientations dans une même année et d'une même orientation entre les trois années) des caractéristiques des divers événements envisagés au cours de la période d'activité cambiale sont beaucoup plus nuancées chez les arbres vieux que chez les arbres jeunes.

b. Le plus souvent, il existe une différence entre les deux types

d'arbres (1) tant en ce qui concerne les dates moyennes des divers événements considérés (en général plus tardives chez les arbres vieux que chez les arbres jeunes, sauf l'exception des dates de mise en place des premières cellules lignifiées et de l'accélération moyenne maximum plus précoces) qu'en ce qui concerne la durée moyenne de ces événements (en général plus longue chez les arbres vieux), leur intensité moyenne (moins forte chez les arbres vieux), leur variation entre les divers individus (en général plus élevée chez les arbres vieux). En ce qui concerne les fréquences de ces événements, les différences sont, par contre, presque nulles.

Il apparaît que si les différences sont nettes entre les arbres jeunes et vieux en 1969, elles ont tendance à s'estomper en 1970 pour devenir quasiment nulles en 1971, notamment en ce qui concerne les dates d'intervention de la plupart des événements et la plupart de leurs durées. Ainsi se manifeste, de façon particulièrement frappante, le facteur "année"

C. Si, chez les arbres jeunes comme chez les arbres vieux, existent des variations individuelles parfois assez marquées pour être significatives (telle que la variation du nombre de cellules mises en place au cours des trois années), elles ne mettent jamais en cause le principe même de l'analyse des événements sur des individus distincts, et elles n'empêchent pas que se manifeste de façon dominante l'influence du facteur "année" auquel elles sont subordonnées.

-
- (1) Dans le groupe des arbres vieux où peuvent être éventuellement distingués deux sous-groupes d'âge (le sous-groupe des arbres 28, 20 et 25, respectivement âgés de 58, 66 et 68 ans et le sous-groupe des arbres 15, 8 et 13, respectivement âgés de 105, 145 et 124 ans, tableau II) aucune particularité d'un des deux sous-groupes ne se dégage au cours des trois années, quel que soit l'aspect de l'activité cambiale considérée. L'influence du facteur "âge" semble donc passer entre le groupe des arbres jeunes étudiés et le groupe des arbres vieux, plutôt que se manifester de façon continue tout au long de la gamme des âges considérée (auquel cas devrait être constatée une différence entre les deux sous-groupes d'arbres âgés). Si l'on se réfère à la courbe de variation de la production cellulaire annuelle proposée pour le Pin d'Alep par LÜCK, SERRE, VIDAL et ANS (1970), ce phénomène paraît explicable par le fait que les arbres jeunes (âgés de 16 à 18 ans, tableau II) peuvent être situés dans la partie ascendante *rapide* de la courbe de variation, alors que l'ensemble des arbres vieux se trouve dans la zone du maximum de cette variation (autour de 70 ans) et de son *lent* déclin.

II. LE CLIMAT DES ANNEES 1969, 1970 et 1971

L'analyse du climat des années 1969, 1970 et 1971 se bornera essentiellement à l'examen des pluies et des températures, à leur comparaison avec la moyennes des 50 dernières années. Accessoirement seront indiqués les caractères généraux de l'année 1968.

A. Les pluies (fig. 16 ; tableau VIII)

Les quantités de pluie enregistrées à l'Observatoire de Marseille ont été inférieures à la moyenne annuelle des cinquante dernières années en 1970 et 1971, supérieures en 1968 et 1969 (tableau VIII). Des sautes très prononcées des précipitations mensuelles ont été fréquentes (ex. avril et mai 1969, juin et juillet 1970, mai et juin 1971). Au cours des trois années, la pluviométrie d'un même mois a pu présenter d'énormes différences (ex. avril 1971 par rapport à avril 1969 et 1970). Les distributions des chutes de pluie ont varié aussi d'une année à l'autre (fig. 16).

★ *En 1969*, les pluies des sept premiers mois sont tombées en deux périodes séparées par un mois d'avril relativement sec. Dans la première période, les jours de pluie supérieure à 1 mm ont été plus nombreux que dans la deuxième (27 et 10 jours). Une période de sécheresse quasi absolue a couvert presque la totalité du mois de juillet, tout le mois d'août et les sept premiers jours du mois de septembre, avec une seule chute de pluie de faible importance à la fin des mois de juillet et d'août. Les quatre derniers mois de l'année n'ont eu qu'une vingtaine de jours de pluie supérieure à 1 mm, assez régulièrement distribués. Les mois d'octobre et de novembre ont été relativement secs.

L'année 1969 compte 94 jours pluvieux dont 64 avec des chutes supérieures à 1 mm.

★ *En 1970*, la première moitié de l'année a connu autant de mois humides (janvier, mars, juin) que de mois relativement secs (février, avril, mai). Les vingt derniers jours de juin, les mois de juillet, août et septembre ont été secs, soit totalement (juillet), soit avec

quelques faibles averses. Les mois d'octobre, novembre et décembre ont par contre été très humides, les chutes de pluie se distribuant sur trois périodes.

Il est remarquable que les grandes quantités de pluie enregistrées en juin, octobre et novembre proviennent chaque fois d'un seul orage.

L'année 1970 est caractérisée par 76 jours de pluie dont 47 avec des chutes supérieures à 1 mm.

★ Trois mois très humides, mars, avril et mai, ont caractérisé le début de l'année 1971. Par la suite, les mois de juin, juillet, août, septembre et surtout octobre ont été quasiment secs, les quantités de pluie enregistrées en août, septembre et octobre notamment provenant chaque fois d'un unique orage. Le mois de novembre a été particulièrement humide et pluvieux (11 jours de pluie supérieure à 1 mm), suivi d'un mois de décembre sec jusqu'à ses cinq derniers jours.

L'année 1971 est caractérisée par 51 jours de pluie supérieure à 1 mm sur 78 jours pluvieux.

★ Le nombre de jours de pluie supérieure à 1 mm a été incontestablement plus élevé en 1969 (74) qu'en 1970 (47) et qu'en 1971 (51).

De 1969 à 1971, la période sèche la plus importante, qui peut être qualifiée d'estivale puisqu'elle est centrée sur les mois de juillet et d'août, a débuté de plus en plus tôt (mi-juillet, juin, début juin) en même temps qu'elle a gagné progressivement les mois de septembre (1970) puis d'octobre (1971). En 1971, elle a été entrecoupée de précipitations orageuses relativement importantes.

Des sécheresses de courte durée se sont produites, en 1969 et en 1970, fin mars et en avril, sécheresses que l'on retrouve encore en 1971 malgré les grandes quantités totales de pluie de ces deux mois.

Dans les six premiers mois de l'année, les énormes quantités de pluie des mois de mai 1969 et d'avril 1971, la quasi sécheresse des mois de février 1970 et 1971, avril 1969 et 1970, mai 1970 et juin 1971 méritent d'être soulignées.

Parmi les trois années, 1969 présente incontestablement la pluviométrie la plus importante et la période de sécheresse estivale la

plus courte. Malgré la présence de la plus longue période de sécheresse estivale, 1971 se situe à mi-chemin entre 1969, année humide, et 1970, année sèche.

B. Les températures (fig. 17 ; tableaux VIII, IX)

La température moyenne de chacune des trois années étudiées a été voisine de la moyenne annuelle des cinquante dernières années en 1969 ou légèrement supérieure à elle en 1970 et en 1971 (tableau VIII). Il est remarquable que cet état de fait soit dû aux températures minimums, nettement supérieures à la moyenne pendant les trois années, les températures maximums étant inférieures à la moyenne en 1969 ou voisines d'elle en 1970 et en 1971. D'une façon générale, la température s'est élevée de 1969 à 1971.

La température moyenne de chacun des mois a connu de grandes variations d'une année à l'autre (ex. mars). De même, les écarts de température d'un mois sur le suivant ont pu être très importants (ex. février et mars 1969, avril et mai 1970, mars et avril 1971). Les mois de juillet et août 1971 ont été particulièrement chauds (températures minimums moyennes supérieures à 18°C, températures maximums supérieures à 28°C), mais la période chaude la plus longue caractérise l'année 1970 qui a connu quatre mois (juin, juillet, août et septembre) de température maximum moyenne égale ou supérieure à 26°C et de température minimum supérieure à 16°C (fig. 17, tableau VIII).

L'examen des températures maximums et minimums moyennes de périodes de 10 jours à partir du premier janvier, calculées pour chacune des trois années étudiées (tableau IX) apporte quelques informations supplémentaires et de détail sur les périodes mêmes où la formation du cerne annuel et d'autres manifestations de la croissance ont été suivies.

C. Caractérisation à partir des pluies et des températures du climat des trois années considérées

Parmi l'ensemble des indices qui ont été proposés pour définir

le climat, l'indice d'EMBERGER (1) (1955), tenant compte à la fois des précipitations et de l'évaporation, a été choisi pour définir globalement le climat de chacune des trois années étudiées, le climat de l'année 1968 et le climat annuel moyen des cinquante dernières années (tableau suivant) :

	1968	1969	1970	1971	m
I_E	79	81	73	71	76

Bien qu'il soit impossible de délimiter avec précision les périodes biologiquement sèches d'une année donnée dans un milieu donné, un certain nombre de méthodes proposées par divers auteurs et tenant compte à la fois des précipitations et des températures permettent d'en obtenir une approximation satisfaisante. Deux d'entre elles, proposées l'une par BAGNOULS & GAUSSEN (1957 : diagrammes ombrothermiques) (2) l'autre par THORNTHWAITE (1948 : bilans hydriques mensuels et diagrammes

-
- (1) Cet indice $I_E = 50 \left[P / [(M+m) / 2] \cdot (M-m) \right]$, où P est la pluviosité, M la moyenne des maximums du mois le plus chaud, m la moyenne des minimums du mois le plus froid, où 50 est un coefficient permettant d'exprimer les températures en degrés Celsius, traduit un climat d'autant plus sec qu'il est plus petit.

Etant donné que le mois le plus froid de l'année se trouve être souvent le mois de décembre où la croissance est stoppée ou considérablement ralentie, cet indice a été calculé non sur l'année civile (janvier-décembre) mais sur une année débutant au mois de décembre et se terminant au mois de novembre, mieux ajustée sur la période de végétation.

- (2) Dans les diagrammes ombrothermiques construits d'après BAGNOULS & GAUSSEN (1957) figurent à la fois les précipitations mensuelles (P) et les températures moyennes (T) en degrés Celsius, ces dernières selon une échelle double de celle des précipitations, les auteurs considérant que la sécheresse s'établit quand $P \leq 2T$ (BAGNOULS & GAUSSEN, 1953). Sont considérés comme secs, les mois où la courbe "ombrique" est au-dessous de la courbe thermique.

correspondants) (1), ont été retenues pour souligner les particularités de chacune des trois années étudiées, déjà caractérisées globalement par le coefficient d'Emberger (2) (fig. 18, tableau X).

Suivant l'indice d'Emberger, il ressort que, du point de vue biologique, l'année 1971 a été l'année la plus sèche des quatre années examinées, suivie par l'année 1970, alors que le seul examen des précipitations tendait à démontrer l'inverse. Ces deux années ont été plus sèches que ne l'ont été, en moyenne, les cinquante dernières années. Il ressort également que l'année 1969 a été très humide après une année relativement moins humide qu'elle, mais plus humide que l'année moyenne (3).

D'après la valeur du bilan hydrique annuel, somme algébrique des bilans hydriques mensuels calculés suivant le système de THORNTHWAITE (tableau X), 1970 d'abord, 1971 ensuite, ont connu le plus fort déficit en eau des quatre années étudiées, ce déficit étant voisin du *double* de celui de l'année 1969. Le déficit en eau de l'année 1968 a été exactement identique à celui de l'année moyenne, intermédiaire entre celui de 1969 d'une part et celui de 1971 d'autre part. Le bilan hydrique des seuls mois déficitaires s'élève à -402 mm pour l'année

-
- (1) Dans les diagrammes représentatifs des bilans hydriques mensuels, sont superposés les histogrammes des précipitations (P) et de l'évapotranspiration potentielle (Ep) d'une année, cette dernière étant calculée à partir des températures moyennes compte tenu de la latitude (THORNTHWAITE, 1948 ; THORNTHWAITE & MATHER, 1957).
Bien que l'évapotranspiration potentielle ne représente pas le transfert *réel* de l'eau à l'atmosphère par évaporation du sol et transpiration des plantes, mais le transfert possible de cette eau dans des conditions *idéales* d'humidité du sol et de recouvrement végétal (THORNTHWAITE, 1948, p. 56), sa comparaison avec les précipitations (P) donne un aperçu des variations hydriques au cours des années. Sont considérés comme secs les mois où la différence P-Ep est négative.
 - (2) Les variations de ce coefficient calculé pour chacun des mois pourraient aussi être utilisées à cette fin, mais aucune justification de ce procédé n'a été donnée par son Auteur.
 - (3) Les indices de 1969 et 1971 sont symétriques de part et d'autre de l'indice de l'année moyenne comme le sont aussi ceux de 1968 et 1970.

1968, -372 mm pour l'année 1969 (-380 mm pour l'année moyenne), -520 et -525 mm pour les années 1970 et 1971 (1).

Les diagrammes ombrothermiques d'une part, les diagrammes de l'évolution des bilans hydriques d'autre part (fig. 18), montrent à l'évidence et de façon concordante que la différence essentielle entre les années analysées tient à la distribution des mois secs (malgré les différences de définition de ces derniers) : en 1969, la sécheresse estivale, seule accusée, est d'assez courte durée ; en 1970, à une sécheresse printanière marquée fait suite une sécheresse estivale sévère et relativement longue ; en 1971, une longue sécheresse continue se prolonge jusqu'en octobre.

III. RELATION CERNE LIGNEUX - CLIMAT

L'analyse des relations de la formation du cerne avec la pluie et la température s'impose après celle de l'activité cambiale qui révèle la grande diversité du comportement annuel des Pins, jeunes et vieux, et après celle des facteurs climatiques qui met l'accent sur les différences entre les trois années en cause.

A. Relations générales

Il apparaît au premier abord que le nombre total de cellules lignifiées, produites varie entre 1969, 1970 et 1971 comme les valeurs des précipitations annuelles (tableau VIII) et des bilans hydriques annuels (tableau X) : un nombre de cellules nettement élevé caractérise toujours l'année 1969, marquée, par rapport aux deux autres années, par une importante pluviosité et par un faible déficit en eau ; le nombre de cellules formées en 1971 est toujours plus élevé que le nombre de cellules formées en 1970, des précipitations annuelles plus importantes et un déficit annuel en eau plus faible distinguant aussi 1971 de 1970 (les différences

(1) L'importance du bilan hydrique des seuls mois déficitaires est sans rapport avec le nombre de ces mois : huit mois en 1968, sept en 1970, six en 1969 comme en 1971.

des nombres de cellules produites ces deux années, comme celles des précipitations et des bilans hydriques, sont cependant moins importantes qu'entre 1970 et 1969).

Une relation entre le nombre de cellules formées chaque année, les précipitations et le bilan hydrique se manifeste donc. Il est, par contre, impossible de trouver une relation de même type entre le nombre de cellules d'une part et, d'autre part, soit les températures annuelles minimums, maximums et moyennes (tableau VIII), soit l'une ou l'autre expression de la sécheresse prenant en compte températures et précipitations (indice d'Emberger, cf. p. 91, ou bilan hydrique total des seuls mois où se manifeste un net déficit en eau, cf. tableau X et p. 92-93).

Il reste que le nombre relativement élevé de cellules produites en 1969 se trouve lié à une pluviométrie importante mais aussi à des températures plutôt basses (aussi bien par rapport aux valeurs enregistrées au cours des deux autres années que par rapport à la moyenne des 50 dernières années).

Ces indications générales, insuffisantes pour situer la dendroclimatologie du Pin d'Alep dans le cadre bioclimatique méditerranéen, doivent évidemment être précisées.

B. Mise en place du cerne et conditions météorologiques

1. La réactivation de la zone cambiale

La réactivation de la zone cambiale, évidente plusieurs semaines avant toute division (BROWN, 1915) peut être approximativement située, en fonction des dates d'apparition des premières cellules lignifiées chez certains arbres, au mois de mars et quelquefois même au mois de février (au mois de mars pour l'ensemble des arbres considérés, mais avec une avance d'une semaine au moins en 1970 et 1971 sur 1969 ; au mois de février, pour certains arbres âgés, en 1970).

La réactivation de la zone cambiale étant mise généralement sur le compte d'une élévation de température (BROWN, 1915 ; LADEFOGED, 1952 ; WORT, 1962), les températures moyennes, minimums et maximums moyennes des mois de janvier, février et mars (tableau VIII) ont été examinées

et seules les températures minimums, les plus tranchées, ont été retenues. Compte tenu des pluies, chacun de ces mois présente les caractéristiques climatiques suivantes, estimées par référence aux valeurs moyennes des 50 dernières années :

	janvier	février	mars
1969	humide et chaud	humide et <i>froid</i>	humide et chaud
1970	humide et chaud	sec et chaud	humide et <i>froid</i>
1971	moyennement humide et chaud	sec et chaud	humide et <i>froid</i>

La précocité de la réactivation de 1970 et 1971 vis-à-vis de celle de 1969 ne peut être imputée aux températures basses de mars, pas plus qu'elle ne peut l'être à la pluviométrie de ce mois, importante pour les *trois* années. Le retard de 1969 paraît, par contre, lié au *froid* de février ou à une action conjointe de l'humidité et du froid de ce mois. Mais, comme les pluies de février 1969 sont tombées à l'extrême fin de la période froide (fig. 16), la dernière interprétation est peu vraisemblable et les températures apparaissent donc comme primordiales, celle des seuls vingt premiers jours de février étant en cause dans le cas particulier (tableau IX).

L'avance de la réactivation de 1970 par rapport à celle de 1971 chez certains arbres vieux peut être mise en relation avec les températures minimums très élevées du mois de janvier (en 1970 supérieures en moyenne de 1,7°C à celle de ce même mois en 1971 : tableau VIII). Cette avance ne se retrouve pas sur les arbres jeunes (cependant plus précoces qu'en 1969) vraisemblablement du fait d'une durée, plus importante pour eux que pour les arbres vieux, des effets des températures très basses du mois de décembre 1969. Il faut noter que les températures du mois de mars (chaud en 1969 et froid en 1970 et 1971) n'ont rien changé au décalage préalablement établi.

L'examen des températures minimums du mois de février (fig. 17, tableau VIII) suggère que, plus précisément, l'intervention de températures minimums inférieures à 4°C durant ce mois retarde la réactivation.

Quels que soient les arbres, vieux ou jeunes, et les années, les 5% du nombre total de cellules lignifiées sont atteints, en moyenne, au cours du mois d'avril. Le retard de 1969 (tableau IV) ne peut être considéré que comme l'écho du retard enregistré dans la réactivation, puisque les caractéristiques de mars et avril ne peuvent l'expliquer (tableau VIII), et imputé aux mêmes causes.

2. Les accélérations moyennes maximums

C'est au cours du mois d'avril et dans les tout premiers jours de mai que sont enregistrées les accélérations moyennes maximums de la vitesse d'apparition des cellules lignifiées (fig. 9 à 14), accélérations toujours plus grandes en 1969 qu'en 1970 et 1971 dans les deux catégories d'arbres, mais bien plus nettes, pour les trois années, chez les arbres jeunes.

a. Chez les arbres jeunes, la date des accélérations moyennes maximums (21/4 en 1969 et 1970, 1/5 en 1971, cf. p. 39) n'est certainement pas déterminée par les précipitations contemporaines de la croissance qui la précèdent : ces précipitations sont très faibles en 1969, nulles en 1970, relativement importantes en 1971 (fig. 16). Par contre, cette date est le terme d'un intervalle de temps assez fixe - un mois environ - après la fin de la période des pluies quasi continues intervenant depuis la réactivation (21 mars en 1969 et en 1970, 6 avril en 1971).

La date des accélérations moyennes maximums paraît enfin sans relation avec les températures contemporaines de ces accélérations, comme avec celles du mois qui les précède (fig. 17 et tableau VIII et IX). Cependant, les températures minimums de mars, franchement plus basses en 1971 que les deux autres années, constituent certainement une cause suffisante, quoique relativement lointaine, pour expliquer le retard des accélérations moyennes maximums cette année là.

La *valeur* du maximum moyen d'accélération semble pouvoir être expliquée par la somme des précipitations quasi continues intervenues depuis la réactivation, c'est-à-dire durant les périodes qui vont du

18/2 au 22/3 en 1969, du 2/3 au 23/3 en 1970 et du 12/3 au 5/4 en 1971. En effet, le maximum le plus faible, celui de 1970 (cf. p. 39 : 1,8 cellules), n'est précédé que de 57 mm de pluie, alors que les maximums plus élevés de 1969 et 1971 (3,3 et 2,4 cellules) sont respectivement précédés de 132 et 140 mm de pluie. Cette explication est cependant imparfaite car les précipitations de 1969 et 1971 n'expriment pas la différence nette entre les maximums d'accélération correspondants. Par ailleurs, ni l'action conjointe de ces précipitations avec les températures de la période pluvieuse correspondante, ni celle des températures de l'intervalle qui la sépare de la date des maximums n'est patente. Des relations simples entre la valeur des accélérations maximums et les données climatiques de l'année sont donc difficiles à dégager.

Par contre, des relations complexes semblent exister. La prise en considération des précipitations qui viennent d'être invoquées et d'un facteur non immédiatement climatique, tel la production cellulaire globale de l'année précédente, se révèle en effet assez satisfaisante dans l'interprétation des variations relatives des valeurs de l'accélération moyenne maximum entre les trois années : en 1971, avec des conditions printanières voisines de celles de 1969 s'observe un maximum d'accélération nettement moindre, mais il apparaît que le nombre de cellules lignifiées produites en 1970 est aussi très inférieur au nombre de cellules produites en 1968 (1) ; en 1970, la valeur du maximum d'accélération n'est pas aussi réduite, vis-à-vis de celle de 1969, que le laisseraient attendre les précipitations respectives de ces deux années, car la production cellulaire de 1969 a été plus importante que celle de 1968.

b. Chez les arbres vieux, un délai, un peu plus court que celui noté chez les arbres jeunes, se manifeste, en 1969 et en 1970, entre la fin de la période pluvieuse continue depuis la réactivation et le maximum d'accélération. En 1971, l'existence de deux maximums (cf. p. 73-

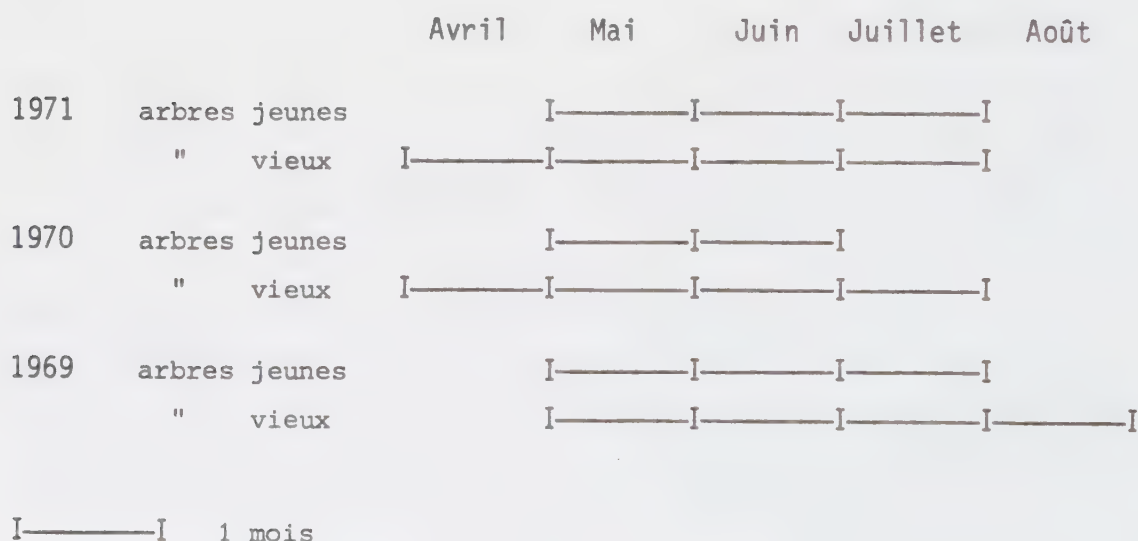
(1) La moyenne du nombre de cellules produites sur les arbres jeunes ayant fait l'objet de la première partie du présent chapitre est de 79 en 1968 contre 102 en 1969, 52 en 1970 et 86 en 1971 (tableau III).

74) introduit une difficulté, mais le même délai qu'en 1969 et 1970 se retrouve pour le second maximum observé. Aucune autre relation ne peut être mise en évidence entre la date du maximum d'accélération et les données climatiques. Les températures minimums particulièrement basses de mars 1971 ne semblent pas avoir joué le rôle de frein qui peut leur être reconnu chez les arbres jeunes.

La *valeur* des accélérations moyennes maximums observées est peu variable d'une année à l'autre (1,1 ; 0,8 ; 1,0 cellules, cf. p. 73-74). Cependant, comme chez les arbres jeunes, les chiffres ne peuvent être mis en relation avec les seules données climatiques de l'année en cours - notamment les précipitations de cette dernière depuis la réactivation - et la production cellulaire de l'année écoulée doit être aussi considérée.

3. Les périodes d'activité cambiale importante

Pour chaque catégorie d'arbre et chaque année, l'activité cambiale importante se rencontre à l'intérieur d'une période dont les limites peuvent aller d'avril à août, mais seuls mai et juin sont toujours concernés (tableau suivant):



Le mois de juin correspond à des conditions climatiques fort variables entre les trois années : ce mois est en effet humide et froid en 1969, humide et chaud en 1970, sec et de température moyenne en 1971 (tableau VIII). Comme juin, mai est marqué par des conditions variables (tableau VIII) (1) (humide et de température moyenne en 1969, humide et chaud en 1971, sec et de température moyenne en 1970). Donc, pour une grande partie, l'activité cambiale importante se manifeste indépendamment, semble-t-il, des conditions météorologiques régnantes.

Le décalage des périodes où se situent globalement, chaque année, les activités cambiales importantes permet cependant de préciser quels facteurs climatiques conditionnent la partie de cette activité dont la manifestation est aléatoire.

En 1969, la prolongation d'un mois, vis-à-vis de 1970, de la période d'activité cambiale importante peut être mise en relation avec le caractère tardif de la sécheresse ainsi qu'avec la forte pluviométrie de janvier à juillet (411 mm en 1969 contre 225 mm en 1970) ou de la période de végétation de ce premier semestre (en première approximation de mars à juillet : 282 mm en 1969 et 142 mm en 1970).

L'amoindrissement général et régulier, qui affecte avec l'âge la production ligneuse de tout arbre, située plus bas chez les arbres vieux que chez les arbres jeunes le seuil qui définit l'"activité cambiale importante" (cf. p. 22). Il en résulte que, chaque année, la période d'activité cambiale importante des arbres vieux doit forcément déborder, de part et d'autre, celle des arbres jeunes. Les deux exceptions qui s'observent (tableau ci-contre) méritent d'être considérées.

En 1969, l'absence d'activité cambiale importante chez les arbres vieux en avril peut être interprétée comme l'écho du retard pris par la réactivation du cambium (p. 95), lui-même conséquence des températures minimales inférieures à 4° C en février.

En 1971, l'activité cambiale importante des arbres jeunes, qui dure aussi longtemps que celle des arbres vieux, ne peut être mise en relation avec aucune particularité de 1971 vis-à-vis des deux

(1) Il en va de même pour juillet d'ailleurs (humide et de température moyenne en 1969, sec et chaud en 1971, sec et de température moyenne en 1970).

autres années du point de vue de la température (1) ou des quantités de précipitations, mais doivent être notées la nature des précipitations immédiatement antérieures à la sécheresse (pluies *non orageuses*) et leur répartition au cours du mois précédant celle-ci (une douzaine de jours consécutifs au lieu de 4 et 7 jours dispersés en 1970 et en 1969).

Au total, l'analyse des périodes d'activité cambiale importante montre qu'une activité intense est inéluctable en mai et juin. Cependant, il apparaît que les températures de février peuvent encore se faire sentir sur l'activité cambiale en avril et que les modalités des précipitations précédant la sécheresse peuvent affecter plus efficacement l'activité des arbres jeunes que celle des arbres vieux. Il apparaît enfin que toute prolongation de la période pluvieuse du printemps et du début de l'été entraîne une prolongation de l'activité cambiale importante de tous les arbres. Cette dernière notation impose l'idée que parmi les précipitations précédant la sécheresse, il y a lieu de bien distinguer celles qui interviennent tardivement de celles qui, précoces, sont essentiellement impliquées dans l'importance de l'accélération maximum de l'activité cambiale.

Les indications fournies par la comparaison des dates d'acquisition des 5,25 et 50% du nombre total de cellules sont convergentes avec les remarques précédentes. En effet, les temps nécessaires à la mise en place des 5 à 25 et 25 à 50% du nombre total de cellules sont sensiblement égaux, chaque année, c'est-à-dire dans des conditions différentes ; ceci n'apparaît que comme une conséquence du fait que l'activité cambiale importante est, pour une grande partie, inéluctable.

4. Les ralentissements et les arrêts

a. Les ralentissements et les arrêts de l'activité cambiale se produisent, pour les trois années, surtout en août mais aussi en juillet, voire juin et septembre. Leur relation avec la sécheresse estivale, qui

(1) Les températures des première et deuxième décades de mai, particulièrement élevées (tableau IX) pourraient être considérées, mais de fait trois jours seulement dans chacune d'elles ont été exceptionnellement chauds et leur action reste obscure.

semble d'abord évidente, est complexe dans le détail.

Des observations concordantes s'imposent d'abord :

- *en 1969*, la dernière pluie a lieu le 3 juillet (fig. 16) et l'activité cambiale importante cesse, sur plusieurs arbres à la fois, dès le 20 juillet ; le ralentissement maximum de l'activité cambiale totale (1) intervient le 30 juillet ;

- *en 1970*, la dernière pluie intervient le 8 juin et plusieurs arrêts d'activité cambiale importante ont lieu le 20 juin, tandis que le ralentissement maximum de l'activité cambiale totale se manifeste dans la période du 30 juin au 10 juillet ;

- *en 1971*, une dernière pluie marque le 28 mai et dès le 10 juin l'activité cambiale importante cesse sur plusieurs arbres vieux ; le ralentissement maximum se produit le 20 juin chez les arbres vieux et seulement le 10 juillet chez les arbres jeunes.

Etant donné qu'une action, sur les seuls arbres jeunes, de la forme des pluies ayant précédé la sécheresse a été démontrée en 1971, la relation directe et assez immédiate entre la sécheresse estivale et le ralentissement paraît parfaitement établie dans tous les cas (2). Pourtant deux remarques peuvent en faire douter : 1°) chaque année un arrêt, plus ou moins isolé, de l'activité cambiale importante précède la sécheresse (sur l'arbre H le 30 juin en 1969, sur 13 ESE le 21 mai en 1970, sur B le 31 mai en 1971) ; 2°) l'activité cambiale totale marque un ralentissement fugace en mai 1969, tandis qu'elle chute trop soudainement en 1970 chez les arbres jeunes (le 10 juin, soit deux jours après une dernière forte pluie) et qu'elle s'arrête prématurément en 1971 (le 21 mai, soit quelques jours avant la sécheresse) (3).

(1) Telle qu'elle résulte de l'ensemble des indications contenues dans les figures 9 et 12 pour 1969, 10 et 13 pour 1970, 11 et 14 pour 1971.

(2) Ceci joint à l'importance du caractère plus ou moins tardif des dernières pluies (p. 100) souligne que la distribution des pluies de l'ensemble de la période de végétation antérieure à la sécheresse est vraisemblablement une caractéristique climatique annuelle non négligeable.

(3) Le reflet de la dépression passagère de l'activité cambiale déjà signalée p. 40 et 77) sur quelques arbres jeunes et vieux dans la première décade de juin et éventuellement mi-mai (arbres vieux, 1970) se retrouve ici sur l'ensemble des arbres.

Aucune particularité immédiate ou proche du climat annuel ne peut être mise en relation avec cette baisse précoce et passagère de l'activité cambiale qui peut précéder de peu (1971) ou de beaucoup (1969) celle qui est liée à la sécheresse estivale qui peut, même, se confondre avec elle.

b. La variété des réponses à la sécheresse estivale permet de serrer de plus près les modalités d'intervention de cette dernière.

Dans les cas où intervient une reprise automnale, on observe, sur l'ensemble des arbres jeunes et vieux, en 1969, 5 arrêts provisoires et 8 ralentissements, en 1971, 10 arrêts et 11 ralentissements, en 1970, 9 arrêts et un seul ralentissement. Une donnée climatique peut rendre compte de ce que, malgré un décalage général d'un mois, les réactions soient semblablement diverses en 1969 et 1971 alors qu'elles sont beaucoup plus homogènes en 1970 : les précipitations de la saison de végétation antérieure à la sécheresse (grossièrement de mars inclus à cette dernière) sont relativement élevées, de même ordre (278 et 238 mm) en 1969 et 1971 alors qu'elles ne totalisent que 140 mm en 1970 (1).

Sur l'ensemble des cas où n'intervient pas de reprise, une autre différence, susceptible de la même explication que la fréquence relative des arrêts et des ralentissements, sépare 1970 et 1969 (1971 ne pouvant être pris en compte, car ces cas sont réduits à trois) : les dates d'acquisition des 95% du nombre total de cellules s'étalent en 1969 du 5 juillet au 10 novembre et du 30 juin au 20 août seulement (2) en 1970.

c. En conclusion, il est évident que la sécheresse estivale est bien la cause presque immédiate de la phase principale d'arrêt ou de ralentissement de l'activité cambiale, mais les causes du ralentissement moindre qui précède ne sont pas décelables à ce niveau de l'analyse. La somme des précipitations de la saison de végétation antérieure à la sécheresse conditionne les modalités et la date d'intervention, donc l'intensité, de la phase de dépression.

(1) Le ralentissement, non directement climatique, ci-dessus analysé qui, plus tardif en 1970, s'est surajouté aux effets de la sécheresse pourrait être de plus invoqué.

(2) 25 WSW, où se manifeste une reprise à peine perceptible et d'ailleurs précédée d'un arrêt, étant exclu.

5. Les reprises de l'activité cambiale

Sur l'ensemble des trois années étudiées, les arbres jeunes, comme les arbres vieux, ne présentent pas de différence significative en ce qui concerne la fréquence, la durée, l'importance, tant absolue que relative, des reprises (tableau VII). Cependant, ni la date d'intervention, ni la durée de ces reprises n'étant constantes sur les différents arbres chaque année (p. 59), la recherche de corrélations avec des particularités annuelles du climat paraît d'abord vaine.

★ On remarque pourtant que les reprises interviennent, le plus souvent, peu après une (ou des) précipitation(s) rompant des périodes de sécheresse prononcée. En 1969, la relation est assez stricte pour les reprises qui se situent (fig. 15) vers la mi-août, la fin août, le 8 et le 18 septembre, le début d'octobre (fig. 15 et 16). En 1970, il en va de même pour les reprises centrées sur la fin août et le 8 octobre, mais celles de la fin septembre impliquent que les pluies du milieu de ce mois aient agi avec un délai ; les reprises du 10 et du 30 juillet comme du 9 août ne trouvent aucune explication. En 1971, si la plupart des reprises (celles centrées sur les 10 et 20 juillet, 9 et 19 août, 8 septembre) correspondent à des pluies très récentes, celles de fin juillet et de fin août impliquent que l'action des pluies déjà efficaces sur les reprises du 20 juillet et du 19 août ait joué deux fois.

L'influence, sur le déclenchement des reprises, des précipitations qui rompent la sécheresse n'est donc ni automatique ni obligatoire (en 1970 notamment) et elle peut être différée. Cette influence des précipitations est indépendante de leur importance (1) et semble tenir essentiellement au *contraste*, parfois tout relatif (en 1970 surtout), qu'elles établissent avec la sécheresse antérieure.

★ Les décalages nets existants entre les périodes où se situent les reprises chaque année peuvent être mis en relation avec les caractéristiques météorologiques annuelles (fig. 15) ; cette relation est plus sûre que dans le cas précédent.

(1) Les reprises sont, en effet, plus importantes dans l'ensemble en 1971 qu'en 1969 pour des quantités de pluies estivales plus faibles.

- en 1969 les premières manifestations de reprise sont observées beaucoup plus tard qu'en 1970 et 1971 (20 jours plus tard chez les jeunes arbres, 45 jours chez les arbres vieux) : par l'intermédiaire du caractère tardif de la période de repos - déjà signalé (p. 99) - se manifeste la prolongation exceptionnelle de la période pluvieuse de la fin du printemps et du début de l'été ;

- entre le début de la sécheresse et les premières reprises s'écoule le même laps de temps de 45 jours en 1969 et en 1971 (respectivement du 4/7 au 19/8 et du 26/5 au 10/7) alors que 32 jours seulement séparent ces événements en 1970 (du 8/6 au 10/7) : l'importance des pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse (278 et 238 mm en 1969 et 1971 contre 140 mm en 1970) se retrouve ;

- en 1971, les derniers démarrages des reprises (pourtant fort nombreuses) sont observés un mois plus tôt qu'en 1969 et 1970 : l'intervention de pluies orageuses relativement importantes et répétées (4 mm le 7 juillet, 10 mm le 18 août, 26 mm le 9 septembre), absentes les autres années, n'est certainement pas étrangère à ce fait.

★ En ce qui concerne l'importance des reprises, des différences apparaissent entre les années au niveau de son incidence sur la production cellulaire moyenne annuelle (tableau VI).

Quelle peut être la part des données climatiques antérieures aux reprises ou contemporaines de celles-ci dans ces différences ?

Parmi les données climatiques antérieures aux reprises des trois années, aucune différence notable ne peut être relevée pour les températures. L'indigence des précipitations sur la période antérieure à la sécheresse estivale en 1970 est en harmonie avec la faiblesse des reprises de cette année. Cependant, une correspondance du même type ne se retrouve pas en 1969 et 1971, puisqu'en 1969, avec des précipitations plus importantes, les reprises sont moins nombreuses qu'en 1971.

L'examen des données climatiques contemporaines de la période globale des reprises n'est pas plus révélateur. Les précipitations de ces périodes sont de 101, 120 et 50 mm respectivement en 1970, 1969 et 1971, ce qui correspond exactement à l'inverse du gradient de l'importance des reprises. Les températures semblent d'abord plus significatives.

Une baisse sensible des températures s'observe peu après la mi-août en 1969 et 1970 alors que, moins nette, elle n'intervient que vers la mi-septembre en 1971 : on pourrait supposer qu'en 1970 les reprises ont été limitées par les précipitations antérieures et qu'en 1969 et 1971, les précipitations antérieures, beaucoup plus importantes qu'en 1970, ont eu un effet différent, en raison de la température des périodes (chaude en 1971, moins chaude en 1969) où se sont situées les reprises. Séduisante au premier examen, cette interprétation ne peut être retenue car elle se heurte au fait que le décalage entre les reprises ne permet pas d'observer des productions cellulaires reliées aux températures régnantes (ainsi, en 1971, pour les arbres 20 et 8, la reprise la plus importante ne se situe pas en août et, même, les reprises de l'arbre 28, qui se situent en août, sont les plus faibles pour l'année ; les reprises des arbres jeunes K et H, précoces, sont moins importantes que celles de l'arbre L, plus tardives). L'ensemble est donc sans signification.

Enfin, il est difficile d'exclure l'intervention possible d'un facteur lointain représenté par l'inverse de l'épaisseur du cerne de l'année précédente. Sur l'ensemble des arbres étudiés, l'épaisseur du cerne de l'année précédente étant respectivement pour 1969, 1970 et 1971 : 1,295 mm, 1,870 mm et 0,665 mm, l'inverse est égal à 0,772, 0,534 et 1,504. Pour les mêmes trois années et toujours sur l'ensemble des arbres, l'importance relative moyenne du nombre de cellules édifiées en période de reprise (tableau VI) est de 9,9 , 7,2 et 23,6%. La corrélation entre les deux séries de chiffres semble bonne, mais elle peut être fortuite. Vérifiée, elle exprimerait le fait (1) qu'un cerne d'épaisseur moyenne "induit" une reprise dont l'importance est de l'ordre de 10% dans les cernes de l'année suivante.

Une telle intervention pourrait s'expliquer par le fait que 1°) le cambium, à l'issue d'une année particulièrement favorable, se trouverait dans un état qui lui permettrait une production cellulaire

(1) Etant donné que l'épaisseur moyenne des cernes des 40 dernières années, égale à 1,315 mm, est proche de celle du cerne de 1968.

vernale optimale l'année suivante ; cette production vernale épuisant les potentialités annuelle du cambium, les reprises seraient relativement peu importantes, 2°) à l'issue d'une année défavorable, au contraire, le cambium se trouverait dans un état qui ne lui permettrait pas une production cellulaire vernale optimale, si bien qu'il posséderait encore des capacités de production cellulaire, d'où des reprises importantes.

Pour en terminer avec les reprises, il faut noter que leur intervention plus importante à tous égards en 1971 (tableau VI) est évidemment liée au retard de la date à laquelle est notée, cette même année, vis-à-vis des deux autres, l'acquisition des 75% du nombre total de cellules lignifiées. Le repérage des pourcentages apparaît donc comme un moyen indépendant de la définition toujours plus ou moins subjective de tout événement dans l'activité cambiale, mais parfaitement valable pour suivre cette dernière.

★ Une seule hypothèse peut rendre compte de l'ensemble des faits observés au sujet des reprises : la sécheresse estivale induit une sorte d'inhibition de l'activité du cambium. Cette "inhibition" est d'autant plus longue et d'autant plus profonde que les pluies antérieures ont été plus importantes ; elle est levée par un contraste avec la sécheresse régnante ; les pluies qui sont à l'origine du contraste interviennent - assez indépendamment de leur importance - comme des déclencheurs des reprises, mais leur effet peut être immédiat ou retardé et elles ne sont pas nécessaires dans le cas d'inhibition "légères". La production cellulaire en période de reprise est relativement indépendante des conditions climatiques régnantes, mais est fonction, semble-t-il, de l'inverse de l'épaisseur du cerne de l'année précédente.

6. L'arrêt de l'activité cambiale

★ L'arrêt de l'activité cambiale fixé à 95% du nombre total de cellules lignifiées se produit, en moyenne, à des dates différentes suivant l'année et, pour une année donnée, suivant la catégorie d'arbre considérée, sauf en 1971 (fig. 9 à 14 , tableau IV).

Dans tous les cas, qu'il s'agisse de 1969, de 1970 ou de 1971, l'arrêt de l'activité cambiale paraît surtout résulter de toute l'his-

toire antérieure du cambium sous un climat donné plutôt que des manifestations climatiques immédiates. En effet, aucune chute nette des températures ne peut être invoquée pour l'expliquer, pas plus qu'une fluctuation notoire de la pluviométrie.

Par contre, les bilans hydriques de diverses périodes précédant l'arrêt (tableau X) trouvent un écho dans la précession des arrêts de 1970 sur ceux de 1969 et 1971 et dans la grande dispersion de ces arrêts parmi les individus en 1970, dans la position intermédiaire des arrêts de 1971 par rapport à ceux de 1970 et de 1969, enfin dans les arrêts tardifs de 1969 (tableau suivant).

BILANS HYDRIQUES EN MILLIMETRES (D'APRES THORNTWHAITE)

	Janvier- août	janvier- juillet	mars- août	mars- juillet	dates moyennes des arrêts (95%) arbres jeunes arbres vieux	
1971	-273	-140	-306	-173	20/9	17/9
1970	-344	-229	-385	-270	7-8/8	26/8
1969	-158	- 35	-254	-131	18/9	13-14/10

La position relative des arrêts moyens chez les arbres jeunes et chez les arbres vieux aussi bien que leur date d'apparition rappellent tout le passé de la croissance :

- La précocité des arrêts moyens chez les arbres jeunes par rapport aux arbres vieux en 1969 et en 1970, la presque concomitance de ces arrêts chez les deux catégories d'arbres en 1971 (tableau IV et tableau précédent) reproduisent, environ deux mois plus tard, les positions relatives exactes de la fin des périodes d'activité cambiale importante dans les deux catégories d'arbres (cf. p. 98).

- Un rapprochement peut être fait (tableau suivant) d'une part entre la date de l'arrêt moyen chez les arbres jeunes (voisine en 1969 et en 1971, plus précoce en 1970) et les quantités totales de pluie des mois de mars à juillet (de même ordre en 1969 et en 1971, faibles

en 1970), d'autre part entre la date des arrêts moyens chez les arbres vieux (tardive en 1969, relativement précoce en 1970 et intermédiaire entre ces deux dates en 1971) et les quantités totales de pluie des mois de janvier à juillet (relativement importantes en 1969, faibles en 1970 et intermédiaires entre les deux valeurs précédentes en 1971 (tableau VIII et tableau suivant). L'analyse des bilans hydriques donne le même résultat.

	Arrêts arbres jeunes	Pluies mars-juillet	Arrêts arbres vieux	Pluies janvier-juillet
1971	20/9	247 mm	17/9	317 mm
1970	7-8/8	147 mm	26/8	225 mm
1969	18/9	282 mm	13-14/10	411 mm

Ce rapprochement montre que les arbres vieux ont une capacité plus grande que les arbres jeunes de mettre à profit les réserves d'eau précocement accumulées.

★ Les arrêts définitifs de l'augmentation du nombre total de cellules lignifiées se situent pour 1969 au plus tard en octobre ou novembre, pour 1970 en août ou septembre ou exceptionnellement novembre, pour 1971 en octobre, exceptionnellement début novembre, toutes périodes où les températures sont encore élevées et ne subissent pas de chute brutale. Les températures ne semblent donc pas devoir être prises comme élément d'explication de ces arrêts, tout au moins dans les trois années considérées. Reste seulement toujours toute l'histoire climatique de la période de végétation, déjà envisagée dans les diverses étapes de l'analyse précédente, fortement dominée par la pluviosité.

7. Les réactions propres des arbres vieux et des arbres jeunes

L'examen, sur les trois années, des dates moyennes de mise en place des pourcentages successifs de la production cellulaire (fig. 9 à 14, tableau IV) fournit les éléments d'une analyse complémentaire des relations cerne-climat annuel.

Il s'avère d'abord que la production des arbres vieux par rapport à celle des arbres jeunes (tableau III) (1969 : 64,8%, 1970 : 57,6% et 1971 : 46,5%) varie dans des proportions que ne peut expliquer le vieillissement des arbres intervenu en trois ans. Il apparaît aussi que, du point de vue de la mise en place des pourcentages successifs (tableau IV), les différences sont nettes, en 1969, entre arbres jeunes et vieux et qu'elles ont tendance à s'estomper en 1970 pour devenir pratiquement nulles en 1971. La fin de l'activité cambiale des arbres vieux et la date d'acquisition des 50 et 75% du nombre total de cellules sont, en particulier, d'autant plus retardées vis-à-vis de celles des arbres jeunes que le rapport entre la production cellulaire de ces deux types d'arbres est plus fort. Cette évolution relève de deux explications complémentaires, la première étant que les arbres vieux sont plus susceptibles que les arbres jeunes de mettre à profit des réserves d'eau précocement accumulées (cf. p. 108), la seconde, qu'en 1971 les arbres jeunes ont une production qui s'apparente, en durée et en importance, à celle des arbres vieux à cause de leur sensibilité à la forme des précipitations immédiatement antérieures à la sécheresse (cf. p. 100).

La mise en place du cerne se déroule donc de façon un peu différente chez les arbres vieux et chez les arbres jeunes ; mais ces différences éclairent plus qu'elles ne troublent les relations cerne - climat annuel.

C. Conclusions

De l'ensemble des observations et discussions qui précèdent, peuvent être rappelées les conclusions principales.

Le nombre total de cellules lignifiées produites au cours de l'année est lié aux précipitations annuelles ainsi qu'à la durée de la période déficitaire en eau (*sensu* THORNTHWAITE) et à l'importance du déficit.

Dans le détail, les températures minimums moyennes de février, lorsqu'elles sont inférieures à 4°C, peuvent retarder la réactivation du cambium qui a lieu en mars ; chez les arbres vieux seulement, les températures minimums élevées de janvier peuvent l'avancer.

Les accélérations moyennes maximums se manifestent un mois environ après la fin des pluies continues intervenant depuis la réactivation du cambium mais sont aussi liées à l'évolution des températures de mars. La valeur de ces accélérations peut être mise en relation avec les conditions de température et de précipitations du début de printemps de l'année en cours et avec l'épaisseur relative du cerne de l'année précédente.

Les périodes d'activité cambiale importante interviennent, pour une bonne part, indépendamment des conditions météorologiques régnantes. Leur intervention peut être prolongée par des pluies importantes de fin de printemps et de début d'été, d'autant plus efficaces - surtout chez les arbres jeunes - qu'elles sont non-orageuses et continues sur plusieurs jours.

Les ralentissements et les arrêts provisoires principaux de l'activité cambiale sont la conséquence assez immédiate de la sécheresse estivale, mais la phase de ralentissement moindre qui précède cette sécheresse n'est pas directement liée au climat. L'intensité de la phase principale des dépressions est directement liée à la somme des précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse.

Après une inhibition de l'activité cambiale résultant de la sécheresse - inhibition d'autant plus longue et plus profonde que les pluies antérieures à la sécheresse sont importantes -, les reprises d'activité sont déclenchées de façon aléatoire par des contrastes d'humidité ; ces reprises sont à l'origine d'une production cellulaire qui est indépendante des conditions régnantes mais qui peut être liée à l'inverse de l'épaisseur du cerne de l'année précédente.

L'arrêt définitif de l'activité cambiale est lié à l'histoire annuelle du fonctionnement cambial dans son ensemble quelles que soient les conditions qui prévalent avant ou au moment de son intervention.

Plus sensibles, les uns aux réserves d'humidité accumulées avant la réactivation du cambium, les autres à la forme des pluies qui précèdent immédiatement la sécheresse, arbres vieux et arbres jeunes vérifient, malgré une mise en place du cerne différente dans le détail, les mêmes relations cerne - climat annuel.

Ces conclusions soulignent 1°) que les températures interviennent surtout pour déclencher la réactivation et peuvent retarder la période d'activité cambiale importante, 2°) que les précipitations sont beaucoup plus déterminantes, grossièrement par leur total annuel et, plus précisément, par leur valeur durant la période de végétation qui précède la sécheresse.



CHAPITRE II

ALLONGEMENT DES POUSSES, DES AIGUILLES ET CLIMAT

I. ANALYSE DE L'ALLONGEMENT DES POUSSES AU COURS DE L'ANNEE

A. Structure, modalités d'allongement et morphologie des pousses de Pins.

Le Pin d'Alep appartient au groupe des Pins dits *multinodaux* (TEPPER, 1963) ou *polycycliques* (DEBAZAC, 1963) caractérisés, à la différence des Pins dits *uninodaux* ou *monocycliques*, par la formation de plusieurs *noeuds* ou *cycles morphogénétiques* (1) (PRAT, 1936 ; BUGNON & BUGNON, 1951 ; DEBAZAC, 1963) dans le courant d'une année.

Toute pousse annuelle entière est issue du développement d'un bourgeon organisé l'année précédente ; l'organisation de ce bourgeon détermine totalement ou presque la structure même de la pousse. Pousses monocycliques ou pousses polycycliques proviennent donc de bourgeons comprenant soit *un seul* cycle morphogénétique soit *plusieurs*

(1) Etant donné la définition morphologique propre du noeud - en effet "on devrait considérer comme noeud chaque point végétatif de l'axe et non pas seulement les pseudover ticilles de bourgeons" (PRAT, 1936) qui d'ailleurs font quelquefois défaut (BUGNON & BUGNON, 1951) -, BUGNON & BUGNON (1951), FRANCINI (1953), DEBAZAC (1963, 1966) ont préféré les termes de *mono-* et *polycyclique* aux termes de *uni-* et *multinodal* pour qualifier les pousses. Leur point de vue a été adopté.

(deux, trois, rarement plus) superposés (DEBAZAC, 1966) qui s'allongent, sans interruption dans le temps, au moment de la croissance (DEBAZAC, 1963). Cependant, il arrive que, dans l'un comme dans l'autre type de pousse, un phénomène d'allongement affecte aussi des structures nouvellement organisées, les ébauches qui viennent d'être élaborées au cours de l'année entrant immédiatement en auxèse (DEBAZAC, 1966). Des pousses surnuméraires (1) se développent alors, toujours monocycliques (FRANCINI, 1953 ; TEPPER, 1963), qui viennent compliquer encore la structure de la pousse annuelle.

Dans l'étude des pousses polycycliques les deux modalités précédentes d'allongement sont souvent distinguées (FRANCINI, 1953 ; TEPPER, 1963).

L'existence de structures polycycliques paraît être une fonction de l'âge de l'arbre et de la vigueur des rameaux. La tige principale et les pousses latérales les plus vigoureuses des arbres jeunes sont, en effet, le plus souvent polycycliques (PRAT, 1936 ; DEBAZAC, 1963). Sur les arbres âgés, sur les rameaux peu vigoureux et chétifs des arbres jeunes, la structure des pousses est invariablement monocyclique (PRAT, DEBAZAC, *ibid.*).

Les pousses monocycliques et chacun des éléments des pousses polycycliques sont construits invariablement suivant le même schéma, schéma qui permet d'ailleurs leur reconnaissance sur les rameaux déjà constitués. On y distingue (PRAT, 1936 ; BUGNON & BUGNON, 1951 ; DEBAZAC, 1963, 1966) 1°) une zone inférieure portant des feuilles scarieuses caduques dépourvues de bourgeon axillaire apparent, 2°) une zone intermédiaire, en général plus longue que la précédente, couverte de rameaux courts porteurs d'aiguilles, insérés à l'aisselle de feuilles scarieuses caduques, 3°) une zone supérieure, courte, de bourgeons axillaires persistants situés à l'aisselle de feuilles scarieuses, en pseudoverticille autour du bourgeon terminal proprement dit. Les bourgeons axillaires ont l'organisation du bourgeon terminal et donnent comme lui des rameaux à croissance indéfinie. Il arrive qu'ils soient absents.

(1) Ces pousses sont l'homologue des pousses de la St. Jean ou des pousses d'août - "lammas shoots" des auteurs de langue anglaise (KOZLOWSKI, 1964) - bien connues chez les essences feuillues (DEBAZAC, 1966).

Sur les pousses fertiles, les cônes mâles, rameaux courts différenciés, se situent à la base de la zone des rameaux courts végétatifs feuillés, la zone inférieure nue étant alors très courte ; les cônes femelles se différencient au niveau du pseudoverticille de bourgeons terminaux. A l'échelle de l'arbre entier, les rameaux les plus grêles, inférieurs et périphériques, sont affectés de la sexualité mâle, la sexualité femelle intervenant sur les pousses les plus vigoureuses, supérieures et axiales (PRAT, 1936).

Sur les Pins d'Alep étudiés, dans le cadre des branches mesurées, tous les types de pousses décrits ont été rencontrés. Puisqu'il s'agit d'individus jeunes et surtout de leurs pousses terminales, il y a eu prédominance des pousses polycycliques bien que des variations notoires se soient manifestées au cours des trois années étudiées.

B. Origine des données

Au cours des années 1969, 1970 et 1971, les mesures de l'allongement des pousses de 18 arbres jeunes ont été menées de pair avec les prélèvements de la zone cambiale de ces mêmes arbres (cf. p. 3). L'allongement des pousses de trois d'entre eux seulement, choisis au hasard, a été analysé (cf. p. 4); il s'agit des arbres A, H et M déjà cités dans le chapitre précédent à propos de la formation du cerne.

Au départ, en 1969, les pousses de la flèche et d'un ensemble de branches sous-jacentes, assez important pour représenter chaque arbre, ont été mesurées. En 1970, les pousses leur faisant suite l'ont été aussi, mais leur nombre augmentant, en 1971, seules ont été mesurées les pousses issues du développement du pseudoverticille des bourgeons terminaux de la flèche de 1969 (sur les arbres A et M) ou de ce pseudoverticille et des ramifications propres de la flèche de cette même année (sur l'arbre H).

L'analyse du déroulement de la croissance n'a pas été effectuée pour toutes les pousses mesurées. Au niveau du pseudoverticille terminal des pousses de la flèche, seules ont été retenues, outre la flèche proprement dite, les pousses latérales qui ont représenté les différentes structures morphogénétiques ou ont réalisé, pour une même structure, des longueurs différentes (1).

(1) Leur nombre est cependant à peu près proportionnel au nombre total de pousses de chacun des types morphogénétiques observés.

Au-dessous de ce pseudoverticille terminal ont été analysées, pour les années 1970 et 1971, les pousses terminales des ramifications propres de la flèche de 1969 d'une part, des rameaux du même pseudoverticille que cette flèche d'autre part, dans la mesure où ces pousses terminales ont réalisé des longueurs différentes. Pour 1969, il a fallu recourir aux pousses terminales de la plupart des rameaux formés sur l'axe en 1966, 1967 et 1968 (1) pour obtenir une proportion semblable à celle de 1970 et 1971 de rameaux différant de la flèche proprement dite (tableau XI).

L'analyse des mesures de l'extrémité d'une branche (2) insérée à proximité de la zone du tronc soumise aux prélèvements cambiaux, dans la partie inférieure des arbres, a aussi été effectuée. A ce niveau, pour l'arbre H, la complexité plus grande de la ramification a entraîné l'analyse de la croissance d'un plus grand nombre de pousses que sur les deux autres arbres (tableau XI). Trois d'entre elles seulement ont été retenues en 1971.

L'allongement de la flèche proprement dite et des rameaux terminaux des branches basses a été analysé au cours des trois années consécutives ; l'allongement de quelques autres pousses l'a été au cours de deux années seulement ; le fait est signalé dans le tableau XI. Dans tous les autres cas, chaque année, ce sont des pousses différentes de celles de l'année précédente qui ont été choisies.

Toutes les pousses ont été désignées par des lettres, A, B, C et D, qui traduisent leur structure monocyclique (A) ou polycyclique (AB, ABC, ABCD) (tableau XI). Ces lettres sont accompagnées de chiffres, 1, 2, 3 et 4, qui dénotent l'origine axiale : 1, ou latérale : 2, 3, 4, de chacune des pousses d'un pseudoverticille. Ce système de notation est illustré figure 19 par l'exemple de la ramification de l'arbre H pour les années 1969 et 1970.

-
- (1) 1967 (branches I et IV) et 1968 (branches II et III) pour l'arbre A ; 1967 (branches I, II, III) et 1968 (branches IV, V, VI) pour l'arbre H ; 1966 (branches I, II, III), 1967 (branches IV, V, VI) et 1968 (branche VII) pour l'arbre M.
- (2) Cette branche est désignée dans le texte par les termes "branche basse" et opposée aux branches des "niveaux supérieurs" ou "branches hautes" des arbres.

Les mesures ont été effectuées au millimètre près avec un mètre-ruban métallique selon une méthode imposée par la complexité des pousses. L'extrémité du bourgeon terminal a toujours été prise comme origine. La limite inférieure des pousses ou de leurs éléments a été fixée à la partie supérieure des noeuds ou des cicatrices d'écailles de bourgeon (ROMELL, 1925). Pour les rameaux latéraux elle a été fixée au niveau de l'insertion sur l'axe principal.

Afin d'assurer la reconnaissance de chacune des pousses de l'année n , qu'il était impossible de numérotter directement sur l'arbre, la pousse de l'année $n-1$ dont elle était en quelque sorte issue a toujours été mesurée aussi. Les lectures ont été faites dans l'ordre suivant :

1. longueur totale de la pousse de l'année n et de la pousse de l'année $n-1$: x_1
2. longueur totale de la pousse de l'année n et des deuxième et troisième éléments, par exemple, de la pousse de l'année $n-1$: x_2
3. longueur totale de la pousse de l'année n et du troisième élément de la pousse de l'année $n-1$: x_3
4. longueur totale de la pousse de l'année n : x_4
5. longueur totale du deuxième élément de la pousse de l'année n : x_5
6. longueur des bourgeons du pseudoverticille terminal de l'année n : x_6

Ce système de lecture ayant l'avantage de ne pas nécessiter le report du mètre à chaque élément réduit les erreurs. Il s'est avéré très rapide sur le terrain, moyennant des règles strictes de notation. Au laboratoire, il a suffi ensuite de soustraire chacune des valeurs notées à la précédente (1) pour avoir successivement la longueur des différents éléments des pousses de l'année $n-1$ et n .

(1) Dans l'exemple choisi, x_1-x_2 donne, en effet, la longueur de la première pousse élémentaire de l'année $n-1$, x_2-x_3 la longueur de la deuxième pousse élémentaire de l'année $n-1$, x_3-x_4 la longueur de la troisième pousse élémentaire de l'année $n-1$ et sq .

Comme pour les prélèvements cambiaux, les mesures des pousses ont été effectuées de mars à novembre - et même décembre en 1971 - à des intervalles d'environ quatorze jours, deux jours (arbre M) ou trois (arbres A et H) avant les prélèvements, en raison du nombre total d'arbres mesurés chaque fois. Pour chaque arbre, elles ont toujours été faites approximativement à la même heure aux différentes dates.

C. Utilisation des données

1. Traitement des données

Les graphiques de la croissance en longueur des pousses, obtenus à partir des données brutes, sont beaucoup plus réguliers que ne l'étaient ceux de l'accroissement du nombre de cellules au niveau des cernes (fig. 2 à 7 et fig. 20). Ces graphiques sont aussi plus sûrs, car étant donné qu'au cours du temps les mesures sont ici toujours effectuées sur le même matériel, toute inflexion peut être prise en considération, sans doute possible, sur la réalité même du phénomène traduit.

Toutefois, afin de pouvoir comparer plus efficacement les deux types de croissance en longueur et en diamètre des arbres, d'une part les graphiques des données brutes de la croissance en longueur ont été lissés, d'autre part, les longueurs ont été considérées à des intervalles réguliers sur les courbes élaborées.

Le lissage a été effectué à main levée, en suivant de très près et souvent exactement le tracé des courbes brutes, sans le secours des moyennes mobiles (fig. 20). La lecture des longueurs a été faite sur les courbes élaborées à des intervalles de dix jours à partir du 12 mars, exactement aux dates retenues pour la lecture des nombres de cellules.

Les allongements des pousses par périodes de dix jours, allongements sur lesquels porte toute l'analyse de la croissance (fig. 21, 22, 23), ainsi que les divers pourcentages calculés, sont déduits de ces données.

Dans le cas des pousses polycycliques, tous les graphiques des données brutes concernant la pousse entière et chacun de ces éléments ont

subi le traitement indiqué précédemment (1) (fig. 20). La croissance et les variations d'allongement au cours du temps de chacun des éléments de ces pousses ont été analysées et représentées (fig. 21 à 24) en même temps que celles de la pousse totale.

2. Expression des données

Il est toujours difficile de définir les limites précises de la période d'allongement des pousses en raison même de la présence des bourgeons et de l'ensemble des phénomènes dont ils sont le siège avant et consécutivement à la période de croissance active proprement dite (ROMELL, 1925 ; KIENHOLZ, 1934 ; FORWARD & NOLAN, 1964).

Début et fin de la période d'allongement sont fixés, suivant les auteurs, aux tout premiers et derniers accroissements observés (WALTER & SOOS, 1963) ou, le plus souvent, fixés à la période de mise en place d'un certain pourcentage de la longueur totale des pousses : 5 et 95% (ROMELL, 1925 ; FOWELLS, 1941 ; KOZLOWSKI & WARD, 1957 ; REHFELDT & LESTER, 1966), 1 et 99% (FARNSWORTH, 1955). FORWARD & NOLAN (1964) font débiter la croissance aux "premiers signes évidents d'allongement" et distinguent la période de croissance active - dont ils fixent la fin au moment où la vitesse de croissance hebdomadaire tombe à 5% de la vitesse maximum - de la période de croissance lente ou sporadique qui lui succède avant l'arrêt définitif de l'allongement total. TEPPER (1963) trouve convenable d'assimiler la durée de l'allongement des pousses au temps nécessaire à la mise en place des 90% de leur longueur totale, ce qui a l'avantage d'exclure la croissance due à l'allongement tardif des bourgeons d'hiver.

-
- (1) Les cycles successifs étant *imbriqués* et non juxtaposés, la croissance des pousses polycycliques tout comme celle des pousses monocycliques est un phénomène continu. Cependant, étant donné le recouvrement partiel effectif des différents cycles, variable, et la vitesse d'allongement des pousses élémentaires correspondantes, les courbes représentatives de la croissance totale des pousses polycycliques revêtent, en général, un aspect moins parfaitement sigmoïde que la courbe de croissance de chacune des pousses élémentaires.

Pour le Pin d'Alep, aucune de ces méthodes ne s'étant révélée vraiment satisfaisante pour fixer les limites des périodes d'allongement sur l'ensemble des pousses examinées (1), ces limites ont été définies comme suit.

Le début de l'allongement a été situé au moment où un accroissement d'au moins trois millimètres a été constaté depuis les premières observations, les accroissements d'un et deux millimètres étant négligés car il s'agit de dimensions inférieures ou égales à l'incertitude absolue des mesures. En raison de l'existence de quelques pousses de très faible longueur, il n'a pas été possible de prendre comme point de départ des allongements un seuil égal à un centimètre (POUPON, 1970).

La distinction a ensuite été faite entre la fin de la période d'allongement située à la date où la longueur totale de la pousse diminuée de l'erreur de mesure a été atteinte (2) et la fin de la période de croissance active fixée au moment où a été atteinte une longueur égale à la longueur totale diminuée de la longueur ultime du bourgeon terminal et des erreurs de mesure effectuées dans la lecture de la longueur de chacun de ces éléments (2). Le terme des deux périodes précédentes limite la dernière partie, plus ou moins longue, de la période d'allongement du bourgeon (FRANCINI, 1953 ; SACHER, 1954 ; DUFF & NOLAN, 1958). Dans l'analyse de la croissance des pousses élémentaires intermédiaires, la notion de période de croissance active n'ayant pas de sens, en raison de la définition même de la période, n'a pas été utilisée. Par contre, elle a été utilisée lorsqu'il s'est agi de pousses élémentaires terminales.

La définition du bourgeon a présenté quelques difficultés dans certains cas.

Il y a d'abord le cas, simple, d'un bourgeon ovoïde ou cylindrique, unique ou en pseudoverticille avec un, deux ou trois autres bourgeons, immédiatement insérés au-dessus du niveau des aiguilles.

-
- (1) La longueur du bourgeon initial est presque toujours supérieure à 5% de la longueur totale de la pousse qui en est issue, et il en est souvent de même du bourgeon terminal par rapport à cette pousse.
 - (2) L'erreur sur une lecture étant d'environ $\pm 0,5$ mm, l'erreur totale effectuée sur toute mesure est égale à 2 mm. Toute longueur calculée à partir de deux mesures distinctes suppose l'addition des erreurs.



Ce bourgeon donne naissance à une pousse monocyclique ou polycyclique sans que sa morphologie externe, à la fin de l'automne ou au début du printemps, révèle en quoi que ce soit la nature exacte de la pousse qu'il donnera et sans qu'aucun allongement affecte, au début de sa propre évolution, la pousse qu'il termine (fig. ci-contre : a).

Il y a ensuite le cas, plus complexe, d'un bourgeon unique ou en pseudoverticille avec d'autres bourgeons, à l'extrémité d'un pédoncule "nu" (fig. ci-contre : b) ou en partie feuillé (1) (fig. ci-contre : c), plus ou moins long, qui a pu être considéré au cours des mesures comme faisant partie intégrante du *bourgeon* (cas du pédoncule "nu" le plus souvent) ou comme *n.ième* pousse élémentaire (cas du pédoncule feuillé). Ce pédoncule formé au cours de l'année *n* peut connaître trois types d'évolution qui permettent de définir son appartenance à la pousse de cette année *n* ou au bourgeon destiné à donner la pousse de l'année *n+1*.

1. Sa longueur reste immuable au début puis au cours de l'année *n+1* ; il peut être alors considéré, si court soit-il, comme *n.ième* pousse de l'année *n*.
2. Il s'allonge au début de l'année *n+1* en même temps que s'allonge le bourgeon proprement dit, mais son allongement très bref est relativement peu important. Rapidement subérifié, il se distingue de la jeune pousse chlorophyllienne. Il peut être encore attribué à l'année *n*.
3. Il s'allonge régulièrement en verdissant (2) en même temps que s'allonge aussi, mais avec un certain retard, le (ou les) bourgeon terminal ; il peut être alors attribué à l'année *n+1* et compté dans la longueur du *bourgeon* de la fin de l'année *n*. Son allongement correspond au premier cycle de croissance de la pousse de l'année *n+1*. Le bourgeon dont il fait partie peut être véritablement considéré comme polycyclique.

Il y a enfin le cas des bourgeons fertiles femelles, difficiles à déceler très tôt mais en fin de saison un peu plus renflés que les bourgeons végétatifs, et le cas des bourgeons fertiles mâles, déjà longs et bien reconnaissables à la fin de l'automne et dont la longueur représente parfois plus de 20% de la longueur totale de la pousse de l'année *n+1*.

Afin de déterminer la nature et la longueur exacte des bourgeons tant initiaux que terminaux de toutes les pousses étudiées, l'aspect

-
- (1) Les aiguilles étant soit encore insérées dans leur gaine, soit dégagées mais courtes, toujours plus courtes que celles des éléments inférieurs de la pousse.
 - (2) Et cet allongement peut s'accompagner d'un court allongement de la *n.ième* pousse de l'année *n*.

de ces bourgeons, leur devenir (1), ainsi que l'évolution des pousses ou des éléments des pousses déjà en place ont dû être considérés.

Ont été distinguées, d'une part, des pousses issues du développement d'un bourgeon évidemment polycyclique d'après sa morphologie externe (bicyclique généralement), d'autre part, des pousses issues de bourgeons apparemment simples, mais dont le polycyclisme est apparu au cours du développement.

Mis à part le cas où le caractère bicyclique était apparent dès le départ, le développement d'un deuxième, troisième et même quatrième cycle a été en général mis sur le compte de l'auxèse immédiate des ébauches initiées au cours de la croissance même de la pousse. Cependant, il n'est pas exclu que dans certains cas de polycyclisme à bourgeon initial simple, la simplicité du bourgeon n'ait été qu'apparente et que le deuxième cycle au moins, si ce n'est le troisième dans le cas d'un bourgeon apparemment bicyclique, n'ait déjà été amorcé à l'abri des écailles du bourgeon, la croissance de la première pousse ayant alors pour effet d'accélérer le processus, d'où la relative précocité, par rapport à d'autres pousses, du démarrage de ces cycles.

Début et fin de croissance de chacune des pousses élémentaires des pousses polycycliques ont été définis suivant les mêmes normes que pour la pousse totale. Le début a été situé aux premiers allongements enregistrés, égaux, en une ou plusieurs fois, à 3 mm, la fin à la date de mise en place de la longueur totale de la pousse élémentaire diminuée soit de la longueur du bourgeon et des erreurs de mesure dans le cas d'une pousse élémentaire terminale, soit des seules erreurs de mesure dans le cas d'une pousse intermédiaire.

Dans les graphiques représentatifs de l'allongement des pousses par périodes de dix jours, dont les figures 21, 22 et 23 sont un exemple, les limites de la période de croissance active ont été indiquées.

Au cours de l'analyse, les dates de mise en place des 25, 50 et 75% de la longueur totale des pousses entières ont été considérées. (Fig. 24).

(1) Le devenir de tous les bourgeons présents fin 1969 a pu être suivi en 1970, l'ensemble des pousses ayant été mesuré au cours des deux années. Il n'en a pas été de même pour les bourgeons de 1970 (cf. p.115).

Lorsque la date de mise en place d'une des longueurs de pousse s'est située au cours d'une période de dix jours, cette date a été assimilée à la date du centre de la période, quelle que soit sa situation précise dans cette période. Les dates précises qui auraient pu être lues sur les courbes lissées n'ont pas fait l'objet des discussions car elles ne sont pas le reflet de l'exakte réalité en raison de la fréquence effective des mesures et des distorsions qu'entraîne nécessairement l'ensemble des traitements appliqués aux valeurs brutes.

Pour analyser la croissance des pousses entières ou élémentaires au cours des décades successives, l'allongement moyen quotidien ($\bar{A}$) sur la période de croissance active définie selon les règles exposées plus haut et l'allongement maximum (AM) sur dix jours enregistré au cours de cette période ont servi d'éléments de référence. Ont été qualifiés de "très importants" les allongements sur dix jours égaux ou supérieurs à $AM - \bar{A}$ et d'"importants" les allongements sur dix jours compris entre $AM - 3\bar{A}$ et $AM - \bar{A}$.

D. Analyse de l'allongement des pousses des arbres A, H et M au cours des années 1969, 1970 et 1971 (1)

1. ANNEE 1969 (fig. 21, 23 et 24, tableau XI)

L'analyse a porté sur 32 pousses mono- bi- tri- et tétracycliques des niveaux supérieurs des arbres, 11 pousses mono- et bicycliques des branches basses.

a. Caractéristiques générales de la croissance des pousses

★ Sur l'ensemble des pousses examinées, le début de la période de croissance active (2) s'est situé dans le courant du mois d'avril :

-
- (1) Pour ne pas multiplier le nombre des courbes présentées, les allongements des pousses du seul arbre A ont été figurés pour les trois années considérées.
 - (2) Le démarrage effectif des allongements a certainement précédé le début de la période de croissance active, puisque des allongements inférieurs à 3 mm ont été enregistrés, mais la date de ce démarrage est impossible à préciser car à ces premiers allongements décelables s'ajoutent des changements de dimension du bourgeon terminal depuis la fin de la saison précédente, changements qui recouvrent une hypothétique croissance de fin d'automne, un gonflement possible du bourgeon et un éventuel premier allongement.
 La même remarque peut être faite pour les deux autres années d'observation.

le 14 avril en moyenne ($V = 6,5\%$) pour les pousses des niveaux supérieurs : le 13/4 ($V = 6,8\%$) chez les pousses polycycliques, le 16/4 ($V = 5,6\%$) chez les pousses monocycliques ; le 20 avril ($V = 3,9\%$) pour les pousses des branches basses. Exceptionnellement, sur trois pousses il s'est situé dans les dix derniers jours du mois de mars ($m = 30/3$, $V = 3,2\%$: arbres A et H) (1).

★ Les allongements très importants et importants des pousses des branches hautes et de la flèche ainsi que des branches basses se sont produits durant le mois de mai, la plupart des allongements maximums se situant aux environs du 16. Bon nombre de pousses ont encore présenté de tels allongements durant les dix premiers jours de juin, l'une d'entre elles, même, H.III 68 A1 - 69 A1B1C1D1, jusqu'à la fin de ce mois.

Les environs du premier mai sont caractérisés par une accélération très importante des vitesses d'allongement.

Au delà des périodes d'allongement important, les vitesses ont diminué moins brusquement qu'elles n'avaient augmenté, et le développement d'un deuxième, troisième et même quatrième cycle morphogénétique a contribué souvent à les maintenir relativement élevées pendant un certain temps.

★ Dans les niveaux supérieurs des arbres, la fin de la période de croissance active est intervenue au cours du mois de juillet ou des vingt premiers jours d'août pour les pousses polycycliques (le 23 juillet en moyenne, $V = 6,0\%$) à l'exception de la flèche de l'arbre M où elle a été tardive (13 septembre) (2). Pour les pousses monocycliques, elle est intervenue environ un mois plus tôt (le 20 juin en moyenne, $V = 6,9\%$).

Parmi les pousses polycycliques, des arrêts de la période de croissance active proches du 20 juillet ($V = 4,8\%$) caractérisent l'arbre A, flèche exceptée, l'arbre H étant caractérisé par des arrêts groupés sur le 2 août ($V = 1,9\%$), l'arbre M, flèche exceptée, par des arrêts centrés sur le 15 juillet ($V = 5,7\%$).

(1) V : coefficient de variation, cf. p. 22-23 ; m : moyenne.

(2) Dans ce cas, un arrêt provisoire de la croissance active peut être situé aux alentours du 1/8, avant la reprise de la croissance de la quatrième pousse durant le mois de septembre.

Au niveau des branches basses, la fin de la période de croissance active s'est située aux environs du 4 juin ($V = 5,6\%$) à l'exception du seul rameau bicyclique observé (A3-68 A1 - 69 A1B1) où elle s'est située vers le 5 juillet.

De la même manière que dans les niveaux supérieurs, les arrêts de la période de croissance active des pousses de l'arbre H ont été plus tardifs ($m = 11/6$; $V = 3,3\%$) que ceux des pousses de l'arbre M ($m = 26/5$; $V = 0,0\%$) et des deux pousses monocycliques de l'arbre A ($m = 31/5$). Quel que soit le niveau considéré, aucune relation significative entre la fin et le début de la période de croissance active ne peut être mise en évidence.

* La durée de la période de croissance active (fig. 24) a été en général plus longue pour les pousses des branches hautes et la flèche [91 jours en moyenne ($V = 23,8\%$), flèches de A (140 jours) et M (155 jours) exclues] que pour les pousses des branches basses [40 jours en moyenne ($V = 44,6\%$), pousse bicyclique de l'arbre A exclue (75 jours)].

Dans les niveaux supérieurs, elle a été de 100 jours en moyenne ($V = 14,5\%$) chez les pousses polycycliques (flèches de A et M exclues), 66 jours ($V = 28,1\%$) chez les pousses monocycliques. Les durées les plus longues marquent aussi bien la flèche que des pousses tri- et même bicycliques.

* Au niveau des branches hautes et de la flèche, les arrêts définitifs des allongements se sont produits aux environs du 4 juillet ($V = 5,4\%$) pour les pousses monocycliques à l'exception d'une pousse de l'arbre H (fl. 68 A1B1C1 - 69 A3 : 19 août environ). Pour les pousses polycycliques, ils se sont produits aux environs du 15 août ($V = 7,2\%$) avec la réserve déjà formulée de la flèche de l'arbre M où l'arrêt se situe aux environs du 3 octobre.

Sur l'arbre H, les dates d'arrêt des pousses polycycliques sont groupées autour du 20 août ($V = 2,9\%$), sur les arbres A et M, elles sont respectivement centrées sur le 17 août (A : $V = 8,3\%$) et le 11 août (M : $V = 8,4\%$, flèche exceptée).

Dans les niveaux supérieurs, les arrêts définitifs des allongements sont intervenus en moyenne 22 jours ($V = 46,4\%$) après la fin de la

période de croissance active pour les pousses polycycliques à l'exception d'une pousse de l'arbre M (M.fl.68 A2B1 - 69 A2B1 : 65 jours) et environ 16 jours après pour les pousses monocycliques ($V = 51,8\%$) à l'exception d'une pousse de l'arbre H (H.fl.68 A1B1C1 - 69 A3 : 45 jours).

Au niveau des branches basses, les arrêts définitifs des allongements s'échelonnent du 8 juin ($V = 1,8\%$) pour l'arbre M au 3 juillet ($V = 4,5\%$) pour l'arbre H et au 12 août ($V = 6,8\%$) pour l'arbre A. Au niveau de ces branches il s'est écoulé 61 jours environ ($V = 56,9\%$) pour l'arbre A, 22 jours ($V = 20,3\%$) pour l'arbre H, et 13 jours ($V = 21,6\%$) pour l'arbre M depuis la fin de la période de croissance active.

★ La durée totale de la croissance en longueur des pousses, bourgeon terminal compris, a été de 121 jours en moyenne ($V = 12,3\%$) pour l'ensemble des pousses polycycliques des niveaux supérieurs, à l'exception de deux pousses de l'arbre H, dont la flèche, et de la flèche de l'arbre A où elle a été voisine de 170 jours. Cette durée est plus courte en moyenne chez les pousses monocycliques (86 jours), avec une plus grande dispersion ($V = 29,3\%$).

Au niveau des branches basses sont enregistrées des durées aussi différentes que 113 jours ($V = 13,4\%$), 78 jours ($V = 10,7\%$) et 43 jours en moyenne ($V = 6,6\%$) suivant l'arbre considéré (dans l'ordre A, H et M).

★ Les longueurs totales atteintes au cours de toute la période de croissance ont été plus importantes pour les pousses polycycliques que pour les pousses monocycliques, mais la règle n'est pas absolue, certaines pousses monocycliques pouvant être, dans les niveaux supérieurs des arbres, au moins aussi longues, si ce n'est plus, que certaines pousses polycycliques (tableau XI). La flèche et au moins l'une des pousses latérales issues du même pseudoverticille de bourgeons terminaux ont acquis les plus grandes longueurs enregistrées. Au niveau des branches basses, les pousses ont toutes été courtes par rapport à la majorité de celles des branches hautes et de la flèche.

Au niveau des branches hautes et de la flèche peuvent être mises en évidence, avec une probabilité au plus égale à 0,01, les corrélations de la longueur totale des pousses avec la longueur du bourgeon

initial en moyenne égale à 1 cm ($r = 0,77$), la date du début de la période de croissance active ($r = 0,67$), la durée de cette période ($r = 0,86$), sa fin ($r = 0,76$), la durée totale de l'allongement ($r = 0,78$). Une corrélation entre la longueur du bourgeon terminal et la longueur totale de la pousse se manifeste aussi ($r = 0,50$) (Tableau XIII). La longueur moyenne du bourgeon mis en place au cours de l'année est égale à 7 mm.

Au niveau des branches basses, seules se dégagent des relations entre la longueur totale des pousses et la date du début de la période de croissance active ($r = 0,82$), la durée de cette période ($r = 0,72$). Une corrélation significative ($r = 0,87$) apparaît entre la longueur totale des seules pousses végétatives et la longueur du bourgeon initial stérile dont elles sont issues (1) (Tableau XIII).

★ Les 25% de la longueur totale des pousses mono- ou polycycliques des niveaux supérieurs ont été atteints, presque invariablement vers le 6 mai [à deux exceptions près : A.IV 68 A1 - 69 A1 (fin avril) et H.IV 68 A2B1 - 69 A1B1 (mi-mai) sur les 32 pousses examinées], à la fin de la période d'accélération la plus importante des vitesses d'allongement, quel que soit le début de la période de croissance active.

Les 50% se situent en moyenne autour du 23 mai ($V = 3,7\%$) : 19 mai ($V = 3,7\%$) pour les pousses monocycliques, 24 mai ($V = 3,4\%$) pour les pousses polycycliques, leur période de mise en place coïncidant avec celle des allongements importants.

Les 75% ont été atteints dans la phase de diminution des vitesses d'allongement, courant juin (le 12/6 en moyenne, $V = 5,8\%$), un peu plus tôt sur les pousses monocycliques ($m = 2/6$, $V = 4,6\%$) que sur les pousses polycycliques ($m = 15/6$, $V = 4,8\%$).

Le temps nécessaire à la mise en place des 25 à 50% d'une part et des 50 à 75%, d'autre part, de la longueur totale de l'ensemble des pousses est comparable (17 jours, $V = 27,3\%$ dans le premier cas, 19 jours, $V = 35,3\%$ dans le deuxième). Il est également comparable pour chacun des types de pousses mono- ou polycycliques: 13 ($V = 37,6\%$) et 15 jours ($V = 35,6\%$) pour les pousses monocycliques, 21 ($V = 29,2\%$) et 18 jours ($V = 24,1\%$) pour les pousses polycycliques.

(1) L'adjonction de la longueur des bourgeons fertiles et des pousses qui en sont issues dans le calcul supprime toute corrélation.

Les 25 à 75% ont nécessité en moyenne 40 jours ($V = 19,5\%$) pour se mettre en place chez les pousses polycycliques alors qu'il n'en a fallu que 28 ($V = 22,2\%$) chez les pousses monocycliques. Pour l'ensemble des pousses des niveaux supérieurs la moyenne est de 37 jours ($V = 23,8\%$).

Au niveau des branches basses, les 25% ont été atteints dès fin avril ou début mai (H et M : $m = 30/4$, $V = 5,1\%$) quand ils n'ont pas correspondu à la longueur des bourgeons fertiles mâles en place depuis l'automne précédent (A). Les dates de mise en place des 50% sont regroupées dans les vingt premiers jours du mois de mai ($m = 11/5$, $V = 3,9\%$), celles des 75% sur fin mai ou début juin ($m = 28/5$, $V = 4,3\%$), ces dernières coïncidant souvent encore avec les périodes d'allongement important pour chacune des pousses.

La mise en place des 25 à 50%, 50 à 75% et 25 à 75% de la longueur totale des pousses a duré respectivement 11 jours ($V = 31,3\%$), 17 jours ($V = 27,0\%$) et 28 jours ($V = 18,8\%$). Le temps de mise en place des 25 à 75% est comparable à celui des pousses monocycliques des niveaux supérieurs.

b. Les pousses polycycliques : croissance de chacun de leurs éléments (fig. 21, 23 et 24, tableau XI)

Sur 32 pousses examinées au niveau de la partie supérieure des arbres A, H et M, ont été notées huit pousses monocycliques, dix-sept pousses bicycliques, quatre pousses tricycliques, dont la flèche de l'arbre H, et deux pousses tétracycliques, flèches des arbres A et M.

Le premier cycle de croissance

★ Quel que soit le type de pousse polycyclique considéré, la première de ses pousses élémentaires, contemporaine des pousses monocycliques, a été presque exclusivement la seule à se développer jusqu'à la fin du mois de mai. Les principales caractéristiques de sa première période de croissance ne sont donc presque pas différentes de celles qui ont déjà été dégagées au cours de l'analyse des pousses entières [début des allongements au cours du mois d'avril ($m = 13/4$, $V = 6,8\%$)

à l'exception de deux pousses de l'arbre A (29/3) , accélérations importantes des vitesses de croissance sur fin avril et début mai, allongements très importants centrés sur le 15 mai, importants sur tout le mois de mai et début juin].

★ La croissance de la première pousse élémentaire s'est terminée en moyenne le 26 juin ($V = 4,2\%$) pour les pousses bicycliques, le 3 juin ($V = 6,6\%$) pour les pousses tricycliques, le 10 juin pour les deux pousses tétracycliques. La dispersion relativement grande des dates d'arrêt parmi les pousses tricycliques vient du fait que les deux pousses de l'arbre A se sont arrêtées de croître vers le 12 juin alors que l'allongement des deux pousses de l'arbre H à bourgeon initial évidemment polycyclique était terminé dès le 26 mai. Un arrêt le 5 juin caractérise la première pousse élémentaire de la seule pousse bicyclique observée au niveau des branches inférieures, pousse dont l'allongement avait commencé vers le 21 avril.

★ La durée totale du premier cycle morphogénétique a varié de 50 à 95 jours pour l'ensemble des pousses considérées ($m = 70$ jours, $V = 19,6\%$). Elle a été de 73 jours en moyenne ($V = 17,2\%$) pour les pousses bicycliques, 60 jours ($V = 21,6\%$) pour les pousses tri- et tétracycliques, 45 jours pour la seule pousse bicyclique des branches inférieures.

Il faut noter que la date de la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques (20/6, $V = 6,9\%$) voisine la date correspondant à la mise en place de la longueur totale des premières pousses élémentaires. La date moyenne du début de la période de croissance active (16/4, $V = 5,6\%$) des pousses monocycliques, la durée de cette période (66 jours, $V = 28,1\%$) sont aussi semblables à la date du début du premier cycle et à sa durée.

★ La longueur des premières pousses élémentaires représente en moyenne un peu plus de 75% de la longueur totale de la pousse annuelle (tableau XI). Cependant, lorsque le deuxième cycle a débuté très tôt, elle ne représente que 45% en moyenne de cette longueur, 25% dans le cas H.III.

Le deuxième cycle de croissance

★ Le démarrage du deuxième cycle de croissance a été précoce pour les six pousses tri- et tétracycliques ($m = 26/4$, $V = 5,0\%$). Il a été plus précoce pour les quatre pousses qui présentaient un bourgeon initial évidemment bicyclique (arbre H) ou supposé tel en raison de cette précocité même ($m = 23/4$, $V = 2,5\%$) que pour les deux autres ($m = 3/5$). Pour les pousses uniquement bicycliques, il est intervenu en moyenne aux environs du 28 mai ($V = 9,7\%$). Les tout premiers allongements qui aient été notés l'ont été dix à vingt jours plus tôt.

Le démarrage du deuxième cycle de croissance a eu lieu en moyenne 37 jours ($V = 41,1\%$) après celui du premier cycle [20 jours après dans le cas des pousses tri- et tétracycliques ($V = 46,5\%$), 55 jours dans le cas des pousses les plus tardives ($V = 17,2\%$), 37 jours dans tous les autres cas ($V = 25,3\%$)], au moment où les premières pousses avaient atteint en moyenne 50% de leur longueur totale (24% dans le cas des démarrages de deuxième cycle en avril, 41% ou 79% dans le cas des démarrages au mois de mai ou au mois de juin).

Au niveau des branches inférieures, le deuxième cycle a débuté vers le 15 juin, 55 jours après le départ du premier, comme chez les pousses les plus tardives des niveaux supérieurs. A cette date, l'allongement de la pousse du premier cycle était terminé.

★ Les allongements très importants des pousses élémentaires formées au cours de ce deuxième cycle de croissance ont eu lieu aux environs du premier juillet (dix derniers jours de juin, dix premiers jours de juillet) ou fin juillet pour l'ensemble des pousses bicycliques, début ou fin juin pour les pousses tri- et tétracycliques, dans tous les cas un mois après le début de la croissance des pousses. Les maximums d'allongement sont toujours plus faibles que ceux du premier cycle - ils représentent en effet, en moyenne, un peu plus du tiers (37%) de la valeur de ces derniers - sauf dans le cas H.III 68 A1 - 69 A1B1C1 où ils sont plus élevés.

Les périodes d'accélération les plus importantes des vitesses de croissance des deuxième pousses élémentaires se sont situées en général au cours du mois de juin, une dizaine de jours ou immédiatement avant la période où se sont manifestées les vitesses les plus importantes.

Dans deux cas (A. fl.68 A1B1C1 - 69 A1B1C1D1, H.III 68 A1 - 69 A1B1C1), elles se sont situées aux environs du premier mai comme chez les pousses monocycliques et les premières pousses élémentaires, dans quelques autres cas aux environs du 20 juillet.

★ Chez les pousses bicycliques, la fin de la période de croissance active des deuxièmes pousses élémentaires s'est située aux environs du 20 juillet ($V = 4,6\%$), 53 jours en moyenne ($V = 20,8\%$) après le début des allongements. Elle s'est située aux environs du 5 juillet, 20 jours après le début des allongements, pour la pousse bicyclique des branches basses.

L'arrêt définitif des allongements s'est situé aux environs du 14 août ($V = 7,2\%$), 66 jours en moyenne ($V = 10,2\%$) ou 105 jours ($V = 11,1\%$), selon les pousses, après le début du cycle. Dans les branches basses cet arrêt se situe aux environs du 30 juillet, 45 jours seulement après le début du cycle.

Chez les pousses tri- et tétracycliques, les dates de mise en place de la longueur totale de la deuxième pousse élémentaire sont localisées autour du 5 juillet ($V = 5,4\%$) [11 juillet pour les pousses tricycliques ($V = 3,9\%$), 25 juin pour les deux pousses tétracycliques], 70 jours environ après le début des allongements ($V = 10,1\%$) [73 jours en moyenne pour les pousses tricycliques ($V = 6,4\%$), 60 et 65 jours pour les deux pousses tétracycliques].

Les périodes de croissance active des deuxièmes pousses élémentaires *terminales* sont dans l'ensemble plus courtes que celles des pousses monocycliques. Sur les rameaux tri- et tétracycliques, les périodes d'allongement des deuxièmes pousses élémentaires *intermédiaires* sont un peu plus longues que celles des premières pousses élémentaires de ces mêmes rameaux (70 jours contre 60).

★ La longueur des deuxièmes pousses élémentaires représente en moyenne 19% de la longueur totale de la pousse annuelle (tableau XI). Sur deux pousses de l'arbre H (H. fl.68 A1B1C1 - 69 A1B1C1, H.III 68 A1 - 69 A1B1C1), dont le bourgeon initial était évidemment bicyclique, elle représente 37 et 55% de cette longueur. Les deuxièmes pousses élémentaires,

qu'elles soient terminales ou intermédiaires, ont été nettement plus courtes que les premières (elles représentent en moyenne 26% de la longueur de ces dernières) mais, dans le cas des deux pousses de l'arbre H déjà citées, elles ont atteint 95 et 216%.

Le troisième cycle de croissance

★ Le début de l'allongement des troisièmes pousses élémentaires s'est produit aux environs du 17 mai ($V = 0,5\%$) sur les trois flèches - qu'elles soient tri- (H) ou tétracycliques (A et M) - et aux environs du 21 juin ($V = 1,6\%$) sur les trois pousses tricycliques voisines des flèches. Il s'agit de dates correspondant à celles de la plupart des démarrages du deuxième cycle des pousses bicycliques.

Pour les trois flèches, le début des allongements s'est effectué 25 jours environ ($V = 20,0\%$) après le début de l'allongement des deuxièmes pousses élémentaires alors que celles-ci avaient atteint environ 21% de leur longueur totale, les premières pousses en étant à 91 (H), 64 (A) et 41% (M) de leur longueur définitive.

Pour les trois autres pousses, le début des allongements s'est effectué 51 jours environ ($V = 11,1\%$) après celui des deuxièmes pousses élémentaires, celles-ci ayant atteint 40-45 et 75% de leur longueur, les premières pousses ayant achevé leur allongement et la pousse entière en étant environ à 70% de sa longueur définitive.

★ Au cours de ce troisième cycle, les allongements très importants ont eu lieu dans les dix derniers jours du mois de juillet sur les pousses tricycliques, fin juin (M) et début juillet (A) sur les pousses tétracycliques. Quelles que soient les pousses, ces allongements ont eu lieu au cours des mêmes périodes que ceux du deuxième cycle des pousses bicycliques.

Les vitesses maximums qui ont été atteintes ont été en moyenne plus faibles que celles observées sur les mêmes pousses au cours des deux cycles précédents : elles représentent en effet 50 à 83% des vitesses maximums atteintes au cours du deuxième cycle (exception faite de la flèche de l'arbre H où elles sont plus élevées : 131%), 21 à 46% des vitesses maximums atteintes au cours du premier cycle. Elles se sont manifestées environ un mois après le début des allongements sauf sur la flèche de l'arbre H où il a fallu deux mois.

Les périodes d'accélération maximum des allongements se situent sur la mi-juin pour les flèches de A et M, dans les vingt premiers jours de juillet pour les autres pousses.

★ Dans les cas où la croissance s'est achevée sur la troisième pousse élémentaire (4 cas sur 6), la fin de la période de croissance active de cette troisième pousse s'est située au début du mois d'août ($m = 4/8$, $v = 0,0\%$), comme celle de certaines deuxième pousses élémentaires terminales. La durée de cette période a été de 43 jours en moyenne ($v = 6,6\%$) - un peu plus courte que dans le cas des deuxième pousses terminales (53 jours) - pour les pousses voisines des flèches et de 75 jours pour la flèche de l'arbre H.

L'arrêt définitif des allongements de la troisième pousse élémentaire et, partant, de la pousse totale s'est produit vers le 21 août ($v = 5,1\%$). La durée totale des allongements de cette troisième pousse a été très variable : 55 jours, 75 jours et jusqu'à 90 jours pour la flèche de l'arbre H.

Chez les flèches tétracycliques des arbres A et M, la fin du troisième cycle s'est située fin juillet (environs du 20), un peu avant la fin de la période de croissance active des pousses tricycliques, 60 et 70 jours après le début des allongements.

★ La longueur des troisième pousses élémentaires ainsi mises en place représente en moyenne 16% de la longueur totale des pousses (tableau XI). La troisième pousse élémentaire a été, dans tous les cas, plus courte que la première, plus courte aussi que la deuxième, sauf sur la flèche de l'arbre A.

Le quatrième cycle de croissance

Seules les flèches des arbres A et M ont présenté un quatrième cycle de croissance qui s'est déroulé de façon très différente suivant l'arbre considéré.

★ Le début de ce quatrième cycle s'est situé, pour les deux arbres, dans les quinze derniers jours de juin (20/6 : A et 30/6 : M), comme pour les trois pousses tricycliques, voisines des flèches, analysées précédemment, 35 (A) et 45 (M) jours après le début du troisième cycle, au

moment où les pousses formées au cours de ce troisième cycle atteignaient 31% (A) et 80% (M) de leur longueur totale et où, le premier cycle étant achevé, les pousses du deuxième cycle atteignaient 93 (A) et 98% (M) de leur longueur.

★ Les vitesses maximums de croissance ont été atteintes aux environs du 25 juillet, après une période d'accélération très importante pour l'arbre A depuis début juillet, très faible, sinon nulle, pour l'arbre M. Ces vitesses ont représenté, pour l'arbre A, 84, 110 et 39%, pour l'arbre M, 70, 58 et 16% des vitesses atteintes au cours des troisième, deuxième et premier cycles.

Mais alors que pour l'arbre A, au delà de cette période, le ralentissement de l'allongement s'est achevé sur un arrêt définitif mi-septembre, pour l'arbre M, après un ralentissement important d'une vingtaine de jours centré sur mi-août, il y a eu reprise de l'allongement pendant tout le mois de septembre avec accélération début septembre et vitesse maximale, aux environs du 20, voisine de celle de la première période.

★ Chez l'arbre A, la période de croissance active de la quatrième pousse s'est achevée aux environs du 14 août et a duré environ 55 jours ; chez l'arbre M, elle s'est achevée un mois plus tard en raison des 20 jours d'arrêt du mois d'août ; elle a duré 75 jours.

Les arrêts définitifs des allongements se sont produits 85 (A) et 95 (M) jours après le début du cycle. La durée totale des allongements des quatrième pousses élémentaires est semblable à celle de la troisième pousse terminale de l'arbre H.

★ La longueur des quatrième pousses élémentaires représente, en moyenne, 15% de la longueur totale des pousses. Elle est toujours plus faible que celle de la première pousse élémentaire, mais voisine de celle de la deuxième et de la troisième.

2. ANNEE 1970 (fig. 22, 23 et 24, tableau XI)

Au cours de l'année 1970, les allongements de 9 pousses monocycliques, 5 pousses bicycliques et 2 pousses tricycliques ont été ana-

lysées dans les niveaux supérieurs des arbres. Au niveau des branches basses, 11 pousses monocycliques ont été suivies.

a. Caractéristiques générales de la croissance des pousses

★ Pour l'ensemble des pousses analysées, le début de la période de croissance active s'est situé au cours du mois d'avril, dans les niveaux supérieurs des arbres au cours des vingt premiers jours [$m = 11/4$, $V = 4,9\%$: $9/4$ ($V = 2,4\%$) pour les pousses polycycliques, $12/4$ ($V = 5,9\%$) pour les pousses monocycliques], dans les branches basses au cours des vingt derniers ($m = 22/4$, $V = 6,2\%$). Dans les niveaux supérieurs, l'arbre A se distingue des deux autres par la faible dispersion de ce début parmi les branches analysées : (A : $V = 2,1\%$, $m = 21/4$; H : $V = 6,5\%$, $m = 13/4$; M : $V = 5,1\%$, $m = 9/4$).

★ Dans les niveaux supérieurs, les allongements très importants et importants ont eu lieu du 11 mai au 20 juin, les allongements maximums se situant pour la plupart aux environs du 26 mai ou du 5 juin. Au niveau des branches basses, ces allongements se sont répartis dans la période du 1er mai au 10 juin, les allongements maximums se situant, comme dans les niveaux supérieurs, aux environs du 26 mai ou du 5 juin.

Les accélérations maximums ont eu lieu autour du 11 mai pour l'ensemble des pousses.

★ Dans les branches hautes et la flèche, la fin de la période de croissance active s'est produite aux environs du 19 juin ($V = 5,2\%$). Elle est intervenue aux environs du 15/6 ($V = 4,2\%$) chez les pousses monocycliques, du 25/6 ($V = 4,6\%$) chez les pousses polycycliques.

Au niveau des branches basses, la fin de la période de croissance active s'est localisée en moyenne autour du 29 mai ($V = 3,7\%$). Elle a été plus précoce sur l'arbre M ($24/5$, $V = 1,9\%$) que sur les arbres A ($29/5$, $V = 3,8\%$) et H ($1/6$, $V = 3,6\%$).

Quel que soit le niveau considéré, aucune relation significative entre la fin et le début de la période de croissance active ne peut être mise en évidence.

★ La durée de la période de croissance active a été, en moyenne de 69 jours ($V = 15,0\%$), 63 jours ($V = 13,6\%$) chez les pousses monocy-

cliques, 76 jours ($V = 9,7\%$) chez les pousses polycycliques. Elle a été de 37 jours en moyenne ($V = 25,0\%$) dans les branches basses : 25 jours sur l'arbre M ($V = 20,0\%$), 42 jours environ sur les arbres A et H (V proche de 13%).

★ Dans les niveaux supérieurs, l'arrêt définitif des allongements est intervenu en moyenne aux environs du 28 juin ($V = 5,3\%$) pour les pousses monocycliques, du 16 septembre ($V = 11,5\%$) pour les pousses polycycliques à l'exception de la seule pousse polycyclique de l'arbre H où il est intervenu vers le 25 juin. Cet arrêt s'est produit 13 jours après la fin de la période de croissance active ($V = 39,3\%$) pour les pousses monocycliques, 81 jours après ($V = 31,6\%$) pour les pousses polycycliques à l'exception de la pousse de l'arbre H (10 jours).

Au niveau des branches basses, les arrêts se répartissent autour du 11 juin ($V = 3,3\%$), 13 jours environ ($V = 30,6\%$) après la fin de la période de croissance active.

★ Dans les branches hautes et la flèche, la durée totale des allongements a été de 159 jours environ ($V = 19,0\%$) pour six des sept pousses polycycliques considérées, 80 jours pour la septième (H). Elle a été de 77 jours ($V = 13,3\%$) pour les pousses monocycliques.

Dans les branches basses, les allongements se sont étalés sur une cinquantaine de jours seulement ($V = 17,4\%$).

★ Les longueurs totales des pousses n'ont pas dépassé 23 cm dans les niveaux supérieurs, 5 cm au niveau des branches basses, ce qui est faible vis-à-vis des longueurs atteintes au cours de l'année précédente (tableau XI).

Les pousses les plus longues n'ont pas fait suite nécessairement aux pousses les plus longues de 1969 mais une relation significative peut cependant être mise en évidence au niveau des branches supérieures entre la longueur des bourgeons initiaux et la longueur des pousses auxquelles ils ont donné naissance ($r = 0,65$; $P < 0,01$). Des relations entre la longueur totale des pousses et la date de la fin de la période de croissance active ($r = 0,63$) ou la durée de cette période ($r = 0,56$) peuvent également être mises en évidence, avec une probabilité (P) au plus égale à $0,05$. La longueur des bourgeons terminaux et la longueur des pousses sont liées ($r = 0,72$; $P < 0,01$) (tableau XIII) ; la longueur moyenne de ces bourgeons est égale à 5mm.

Au niveau des branches basses, la longueur totale des pousses est en corrélation significative ($P < 0,01$) avec la date de la fin de la période de croissance active ($r = 0,80$), la durée de cette période ($r = 0,86$) et la durée totale des allongements ($r = 0,78$). Après l'exclusion des deux bourgeons mâles de l'arbre A présents à ce niveau au début de l'année 1970, une relation significative apparaît entre la longueur totale des pousses végétatives et la longueur de leur bourgeon initial ($r = 0,78$; $P < 0,05$) (Tableau XIII).

★ Dans les niveaux supérieurs, les 25% de la longueur totale des pousses ont été atteints dans les vingt premiers jours de mai ($m = 9/5$, $V = 4,1\%$), pour l'arbre M invariablement aux environs du 5 soit, pour cet arbre, immédiatement avant la phase d'accélération la plus importante des vitesses d'allongement. Parmi les pousses monocycliques, la date moyenne de mise en place de ce pourcentage se situe le 8 mai ($V = 4,3\%$), parmi les pousses polycycliques le 11 mai ($V = 3,8\%$).

Les 50% ont été atteints au cours de la deuxième quinzaine de mai ($m = 24/5$, $V = 3,5\%$) quelles que soient les pousses ($V = 4,2\%$ pour les pousses polycycliques, $2,6\%$ pour les pousses monocycliques), les 75% au cours de la première quinzaine de juin ($m = 6/6$, $V = 2,1\%$) (pour les pousses polycycliques invariablement aux environs du 5, pour les pousses monocycliques en moyenne le 7, $V = 2,7\%$).

Pour l'ensemble des pousses considérées, la mise en place des 25 à 50% de la longueur totale a nécessité un temps à peu près identique à la mise en place des 50 à 75% : 14 et 12 jours (V proche de 30%). Ce fait se retrouve pour chacun des types de pousse : 13 et 11 jours ($V = 35,0\%$ et $33,0\%$) pour les pousses polycycliques, 15 et 13 jours ($V = 33,8$ et $34,9\%$) pour les pousses monocycliques.

Il a fallu 27 jours en moyenne ($V = 17,5\%$) pour que se constitue la moitié (25 à 75%) de la longueur de l'ensemble des pousses, 25 jours ($V = 20,0\%$) pour les pousses polycycliques, 29 jours ($V = 13,2\%$) pour les pousses monocycliques.

Au niveau des branches basses, les 25% de la longueur des pousses ont été atteints aux environs du 22 avril ($V = 6,6\%$) sauf quand la longueur du bourgeon initial ne représentait pas déjà un pourcentage égal ou supérieur à celui-ci (rameaux mâles 2 et 3 de l'arbre A, bourgeon initial du rameau 4 de M).

Les 50% de la longueur des pousses ont été atteints aux environs du 13 mai ($V = 3,7\%$), les deux rameaux mâles de A exceptés, pour lesquels ils ont été atteints aux environs du 26 avril.

Pour tous les rameaux, les 75% ont été atteints aux environs du 26 mai ($V = 4,4\%$).

La mise en place des 25 à 50, 50 à 75 et 25 à 75% de la longueur totale des pousses a nécessité respectivement 20 jours ($V = 20,2\%$), 16 jours ($V = 30,8\%$) et 35 jours ($V = 10,7\%$). Ces durées sont dans leur ensemble supérieures à celles qui ont été enregistrées dans les niveaux supérieurs.

b. Examen des cycles successifs de croissance des pousses polycycliques (fig. 22 et 24, tableau XI)

Parmi les 16 pousses des niveaux supérieurs examinées sur l'ensemble des trois arbres, cinq pousses bicycliques (quatre sur l'arbre A, une sur l'arbre H) et deux pousses tricycliques (toutes deux sur l'arbre M) ont été notées. Les pousses des branches basses sont toutes monocycliques.

Le premier cycle de croissance

★ Les principales caractéristiques du premier cycle de chacune des pousses polycycliques - presque seul à se développer au début de la croissance - s'alignent sur celles des pousses monocycliques. Elles ont déjà été signalées précédemment : début de la période de croissance active au cours du mois d'avril, période d'accélération la plus importante des allongements centrée sur le 11 mai, période des vitesses d'allongement très importantes centrée sur le premier juin, éventuellement sur le 15 mai chez les deux pousses tricycliques de M.

★ La fin du premier cycle morphogénétique s'est située vers le 13 juin ($V = 2,7\%$) chez les pousses bicycliques, vers le 26 mai chez les deux pousses tricycliques, 64 jours environ après le début de la période de croissance active dans le premier cas ($V = 3,4\%$), 45 et 50 jours après dans le deuxième.

Chez les pousses bicycliques, la durée du premier cycle et la date de sa fin sont semblables à celles de la période de croissance active des pousses monocycliques.

★ La longueur des premières pousses élémentaires représente 83% en moyenne de la longueur totale des pousses annuelles sur l'arbre A, 43%, en moyenne, de cette longueur sur l'ensemble des arbres H et M (tableau XI).

Le deuxième cycle de croissance

Pour faciliter la lecture, le deuxième cycle terminal des arbres A et H et le deuxième cycle intermédiaire de l'arbre M seront traités séparément.

Deuxième cycle terminal :

★ Le début de la période de croissance active du deuxième cycle terminal s'est situé le premier mai (H) ou le 16 mai (A) ou, beaucoup plus tard, le 8 juin (A) ($V = 1,8\%$), selon que l'on s'adresse à des pousses issues de bourgeons apparemment simples (A) ou polycycliques (1) (A et H). Il s'est situé à des dates où les premières pousses atteignaient soit 29% (A et H), soit 59 et plus de 85% (A) de leur longueur définitive, 25 (H), 35 (A), 55 et 60 jours (A) après le début du premier cycle.

★ Quelle que soit la date de départ de ce deuxième cycle, les allongements maximums [supérieurs à ceux de la première pousse élémentaire chez l'arbre H (124%), bien inférieurs à eux chez l'arbre A (9, 11, 18 et 24%)] ont eu lieu aux environs du 15 juin, précédés d'une phase d'accélération maximum (forte chez l'arbre H) centrée sur le 31 mai ou le 10 juin.

★ La fin de la période de croissance active des deuxièmes pousses élémentaires et, partant, de la pousse totale s'est située aux environs du 23 juin ($V = 4,8\%$). Cette période a eu des durées très variables, en moyenne égales à 32 jours ($V = 40,7\%$) exception faite d'une pousse de l'arbre A où elle n'a duré que 5 jours. Le deuxième cycle de croissance a été bien plus court que le premier.

(1) Ce polycyclisme pouvant être manifeste (H) ou non, mais non moins réel (A).

L'arrêt des allongements, précoce (25 juin) sur l'unique pousse bicyclique de l'arbre H, a été extrêmement variable pour les quatre pousses bicycliques de l'arbre A (environs du 14 août, puis 8 septembre et même 18 octobre !) (fig. 24). De ce fait, les durées totales de l'allongement des pousses sont aussi extrêmement variables. On note, en effet, 55 jours pour l'arbre H, 70, 85, 90 et jusqu'à 135 jours pour l'arbre A !

★ Pour les quatre pousses bicycliques de l'arbre A, les longueurs des deuxième pousses élémentaires ont représenté 15 et 24% de la longueur de la première pousse, 13 et 20% de la longueur de la pousse totale (tableau XI). La deuxième pousse élémentaire de l'arbre H a été plus longue que la première et représente 52% de la longueur de la pousse totale.

En raison de leur longueur même, les deuxième pousses élémentaires courtes, bourgeon terminal compris, pourraient être considérées comme des bourgeons polycycliques mais la présence d'aiguilles bien développées sur ces pousses ainsi que l'absence de tout développement au cours de l'année suivante, hormis celui du bourgeon terminal proprement dit, montrent qu'il s'agit bien de secondes pousses élémentaires, si courtes soient-elles.

Deuxième cycle intermédiaire

★ Le deuxième cycle présent sur les deux pousses tricycliques de l'arbre M (la flèche proprement dite (M1) : M. fl.69 A1B1C1D1 - 70 A1B1 (C1) et une des pousses issues du même pseudoverticille de bourgeons (M2) : M. fl.69 A2B1 - 70 A1B1 (C1) a débuté au mois d'avril (21/4), dix à quinze jours environ après le début de la période de croissance active de la première pousse élémentaire, au moment où cette dernière atteignait 20 et 23% de sa longueur définitive.

★ Les allongements très importants ont eu lieu fin mai - début juin, la période des allongements importants s'étalant du 11 mai au 20 juin.

Les vitesses maximales d'allongement représentent plus de 70% (80 et 73%) de celles qui ont été atteintes au cours du premier cycle.

La phase d'accélération la plus importante des vitesses d'allongement est axée sur le 11 mai, comme l'était aussi celle du premier cycle de croissance.

★ Les longueurs totales des deuxièmes pousses intermédiaires ont été atteintes vers la mi-juin (15 et 20 juin), c'est-à-dire dans la période où se situent la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques et la fin des allongements des premières pousses élémentaires des pousses bicycliques.

Le deuxième cycle a duré 55 et 60 jours environ.

★ La longueur des deuxièmes pousses élémentaires intermédiaires représente 41% de la longueur totale des deux pousses analysées (tableau XI). Elle est semblable à celle de la première pousse élémentaire.

Le troisième cycle de croissance

★ Le début de la période de croissance active des deux seules troisièmes pousses élémentaires observées (M1 et M2) s'est situé aux environs du 21 mai (M1) ou du 15 juin (M2), 30 et 55 jours après le départ du deuxième cycle, quand la pousse élémentaire formée au cours de ce dernier atteignait 37% (M1) et 84% (M2) de sa longueur, la pousse formée au cours du premier cycle atteignant 75% de sa longueur (M1) ou ayant cessé de croître (M2).

★ Les allongements maximums ont été très faibles. Ils représentent 9 à 12% des allongements observés au cours des deux premiers cycles.

★ La fin de la période de croissance active est intervenue aux environs du 5 juillet pour la pousse M1 et du 25 juin pour la pousse M2, 45 jours (M1) et 10 jours (M2) après le démarrage du cycle.

L'arrêt définitif des allongements s'est effectué vers le 18 octobre (M1) et vers le 28 septembre (M2), 150 jours (M1) et 105 jours (M2) après le début du cycle.

★ Les pousses élémentaires mises en place au cours de ce troisième cycle ont été très courtes, comme certaines des deuxièmes pousses élémentaires terminales de l'arbre A (tableau XI). Elles représentent 9 et 12% de la longueur totale des pousses. Ces troisièmes pousses élémentaires ont été bien plus courtes aussi que les premières et deuxièmes pousses élémentaires dont elles représentent environ 29 ou 21% de la longueur. Le début et la fin de leur période de croissance active, la fin de leur allongement sont assimilables à ceux de certaines deuxièmes pousses élémentaires terminales de l'arbre A.

3. ANNEE 1971 (fig. 22, 23 et 24, tableau XI)

Au cours de l'année 1971, les allongements de douze pousses au total ont été suivis dans les niveaux supérieurs des arbres : six pousses monocycliques (quatre en M, deux en H), cinq pousses bicycliques (réparties sur les trois arbres), une pousse tricyclique en A.

Au niveau des branches inférieures, trois pousses par arbre ont été retenues. Elles sont toutes monocycliques.

a. Caractéristiques générales de la croissance des pousses

★ La période de croissance active de l'ensemble des pousses examinées a débuté au mois d'avril, un peu plus tôt pour les arbres A et H que pour l'arbre M.

Dans les niveaux supérieurs, elle a débuté en moyenne le 19 avril ($V = 4,8\%$). Au niveau des branches basses, le début de cette période s'est situé, en moyenne, le 27 avril ($V = 5,1\%$).

Dans les niveaux supérieurs, il apparaît que le début de la période de croissance active a été en moyenne un peu plus précoce sur les pousses polycycliques ($m = 17/4$, $V = 4,7\%$) que sur les pousses monocycliques ($m = 21/4$, $V = 4,3\%$), les pousses monocycliques se comportant comme la plupart des pousses des branches basses, toutes monocycliques également.

★ Les allongements très importants et importants ont eu lieu au cours du mois de mai et dans les dix premiers jours de juin, les maximums se situant dans les vingt derniers jours de mai pour les pousses des niveaux supérieurs, dans ses vingt premiers pour les pousses des branches basses. Un allongement important s'est encore produit sur la flèche de l'arbre H aux environs de mi-juin après un net fléchissement début juin.

Les accélérations les plus importantes des allongements se sont toutes produites aux environs du premier mai, quel que soit le niveau de l'arbre considéré.

★ Au niveau des branches hautes et de la flèche, la fin de la période de croissance active s'est invariablement située aux environs du 5 juin chez les pousses monocycliques ($V = 0,0\%$). Chez les pousses polycycliques, elle s'est située un mois plus tard (environs du 7/7, $V = 4,4\%$) exception faite de la flèche de l'arbre H où elle a été tardive (14 août). Au niveau des branches basses, elle a été précoce (15 mai, $V = 4,6\%$).

Quelles que soient les pousses et les niveaux, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre la fin et le début de cette période.

★ Dans les niveaux supérieurs, la durée de la période de croissance active a été deux fois plus réduite chez les pousses monocycliques que chez les pousses polycycliques [44 jours ($V = 11,1\%$) contre 80 jours ($V = 7,6\%$), flèche de l'arbre H avec 120 jours exclue]. Dans les branches basses, elle n'a été que de 25 jours ($V = 21,9\%$) pour les arbres A et H. Chez l'arbre M, elle n'a pas excédé 10 jours, et elle ne se décèle même pas chez l'une des pousses de cet arbre.

★ Au niveau des branches supérieures, l'arrêt total des allongements s'est situé aux environs du 18 septembre ($V = 4,2\%$) pour l'ensemble des pousses examinées, à l'exception d'une pousse monocyclique de l'arbre H (H. 69 A1B1C3 - 70 A1 - 71 A1) où il s'est situé aux environs du 10 juillet. Cet arrêt a, de fait, été un peu plus précoce chez les pousses monocycliques ($m = 14/9$, $V = 4,4\%$) que chez les pousses polycycliques ($m = 21/9$, $V = 4,0\%$).

Au niveau des branches basses, l'arbre A, avec des arrêts centrés sur le 3 octobre ($V = 1,8\%$), se distingue des deux autres arbres où ces arrêts sont centrés sur le 31 mai ($V = 4,3\%$).

Dans les branches supérieures, entre la fin de la période de croissance active et l'arrêt total des allongements, il s'est écoulé en moyenne 101 jours ($V = 11,2\%$) chez les pousses monocycliques, exception faite de l'une d'entre elles où il ne s'est écoulé que 35 jours. Chez les pousses polycycliques, exception faite de la flèche de l'arbre H avec 25 jours, il s'est écoulé en moyenne 79 jours ($V = 19,7\%$). Au niveau des branches basses il s'est écoulé, entre ces deux moments, 140 jours ($V = 3,5\%$) pour l'arbre A, 16 jours ($V = 30,9\%$) pour les arbres H et M.

✱ La durée totale des allongements a été de 150 jours en moyenne ($V = 8,4\%$) au niveau des branches hautes et de la flèche, exception faite d'une pousse de l'arbre H (H. 69 A1B1C3 - 70 A1 - 71 A1) où elle n'a été que de 85 jours. Elle a été de 144 jours chez les pousses monocycliques ($V = 5,1\%$), exception mise à part, et de 156 jours ($V = 8,9\%$) chez les pousses polycycliques.

Dans les branches basses, l'arbre A, avec 163 jours ($V = 3,5\%$), se distingue des deux autres arbres où la durée totale des allongements a été respectivement voisine de 41 jours (arbre H, $V = 13,8\%$) et de 23 jours (arbre M, $V = 32,7\%$).

✱ La longueur totale des pousses formées au cours de l'année n'a pas excédé 21 cm pour les pousses des niveaux supérieurs, 4,5 cm pour celles des branches basses (tableau XI). Elle présente approximativement la même valeur que l'année précédente dans les deux cas.

Dans les niveaux supérieurs, aucune relation entre la longueur des bourgeons et des pousses ne peut être mise en évidence. La longueur moyenne des bourgeons mis en place au cours de l'année est égale à 8 mm. Par contre, la longueur des pousses est significativement corrélée (avec une probabilité au plus égale à 0,05) avec les dates du début et de la fin de la période de croissance active ($r = 0,64$ et $0,72$) et avec la durée de cette période ($r = 0,79$) (tableau XIII).

Au niveau des branches basses, la longueur totale de la pousse peut être mise en corrélation (avec une probabilité au plus égale à 0,05) avec la longueur du bourgeon initial ($r = 0,83$), la date du début de la période de croissance active ($r = 0,82$), la durée de la période de croissance active ($r = 0,78$) et celle de la période totale des allongements ($r = 0,86\%$). La longueur du bourgeon terminal est significativement corrélée aussi avec la longueur totale de la pousse (1). Par contre, la liaison entre la longueur totale de la pousse et la date de la fin de la période de croissance active ($r = 0,60$) n'est pas significative (tableau XIII).

(1) Il faut noter toutefois que, si la longueur des bourgeons mâles observés à la fin de l'année 1971 n'est pas prise en considération dans le calcul, la corrélation entre la longueur du bourgeon terminal et la longueur totale de la pousse disparaît.

★ Au niveau des branches hautes et de la flèche, les 25% de la longueur totale des pousses ont été atteints aux environs du 7 mai ($V = 3,0\%$) [6 mai ($V = 0,0\%$) pour les pousses monocycliques, 9 mai ($V = 3,9\%$) pour les pousses polycycliques], les 50% invariablement dix jours plus tard, aux environs du 17 mai ($V = 2,8\%$) [16 mai ($V = 0,0\%$) pour les pousses monocycliques, 19 mai ($V = 3,7\%$) pour les pousses polycycliques], les 75% aux environs du 2 juin ($V = 4,0\%$), 15 jours ($V = 32,5\%$) après les 50% [le 31 mai ($V = 3,6\%$) pour les pousses monocycliques, le 5 juin ($V = 4,0\%$) pour les pousses polycycliques].

Il a fallu 25 jours ($V = 19,9\%$), correspondant à la presque totalité du mois de mai, pour que se mettent en place 50% (25 à 75%) de la longueur totale des pousses quelles qu'elles soient. Le temps de mise en place des 50 à 75% (environ 15 jours, $V = 32,5\%$) a été supérieur à celui des 25 à 50% (environ 10 jours, $V = 0,0\%$).

Au niveau des branches basses, les dates de mise en place des divers pourcentages ont été toutes plus précoces que dans les niveaux supérieurs. Les 25% ont été en place dès le 24 avril ($V = 2,2\%$) quand ils n'ont pas correspondu à la longueur des bourgeons initiaux (arbre M), les 50% dès le 5 mai ($V = 1,3\%$), les 75% dès le 17 mai ($V = 3,9\%$).

Le temps de mise en place des 25 à 50% de la longueur totale des pousses a été de 11 jours ($V = 22,1\%$) comme celui des 50 à 75% ($V = 37,0\%$) (1). La mise en place des 25 à 75% a nécessité en moyenne 25 jours ($V = 25,2\%$) comme au niveau des branches hautes et de la flèche.

b. Examens des cycles successifs de croissance des pousses polycycliques (fig. 22 et 24, tableau XI)

Parmi les six pousses polycycliques étudiées au cours de l'année 1971, figurent cinq pousses bicycliques (la flèche des arbres A, H et M et deux pousses de A) et une seule pousse tricyclique en A.

(1) Dans ce dernier cas, exception a été faite d'une pousse de l'arbre M où la durée n'a été que de 5 jours.

Le premier cycle de croissance

★ Le premier cycle de croissance de l'ensemble des pousses polycycliques, dont les principales caractéristiques ont été analysées précédemment (1) s'est achevé vers le 8 juin ($V = 3,2\%$) et a duré en moyenne 51 jours ($V = 10,0\%$).

La date de mise en place de la longueur totale de la pousse élaborée au cours de ce premier cycle correspond à celle de la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques. Le temps nécessaire à cette mise en place a été légèrement plus long que la période de croissance active des pousses monocycliques (51 jours contre 44).

★ La longueur des premières pousses élémentaires représente en moyenne 71% de la longueur de la pousse totale (tableau XI).

Le deuxième cycle de croissance

★ Le deuxième cycle de croissance a débuté dans la première quinzaine du mois de mai pour les quatre pousses de A étudiées, dont la pousse tricyclique ($m = 11/5$, $V = 8,8\%$), aux environs du 31 mai pour les flèches des arbres H et M ; depuis la date de départ du premier cycle, il s'est écoulé en moyenne 27 jours [$V = 10,4\%$, flèche de H (50 jours) exceptée] chez les pousses bicycliques, 20 jours chez la pousse tricyclique.

Le départ du deuxième cycle s'est effectué lorsque la pousse du premier cycle atteignait 23 à 72% (2) de la longueur totale de la pousse annuelle dans le cas des pousses bicycliques, 19% seulement dans le cas de la pousse tricyclique.

★ Les allongements très importants ont eu lieu dans les dix premiers jours du mois de juillet chez la plupart des pousses (quatre sur six). Sur la pousse tricyclique, ils ont débuté dès la dernière quinzaine de juin. Sur une pousse de l'arbre A, ils se sont produits durant

(1) Le premier cycle étant seul à se développer de façon appréciable au début de la croissance en longueur.

(2) 23, 44, 53% pour A ; 72% pour H ; 53% pour M.

tout le mois de juin, sur la flèche de l'arbre H dans la dernière quinzaine du mois de juillet et début août.

Les maximums d'allongement sont tous bien inférieurs à ceux qui ont été atteints au cours du premier cycle. Ils représentent en effet 12 à 44% de ces derniers (1).

Les accélérations les plus importantes se sont produites, le cas échéant, vers le premier juin (pousse tricyclique) ou vers le 20 juin (deux des pousses bicycliques : A et M).

★ La fin de la période de croissance active des deuxièmes pousses élémentaires terminales s'est située en moyenne vers le 5 juillet ($V = 4,3\%$) sauf pour la seule pousse bicyclique de l'arbre H où elle s'est située vers le 14 août. La fin de l'allongement de la deuxième pousse intermédiaire se situe le 5 juillet.

La période de croissance active des pousses terminales a duré 50 jours sur 5 pousses ($V = 0,0\%$) et 70 jours sur l'unique pousse bicyclique de l'arbre H. Sur la pousse tricyclique, la durée du deuxième cycle intermédiaire a été de 60 jours.

Chez les pousses bicycliques, l'arrêt des allongements est intervenu en moyenne le 21 septembre ($V = 4,5\%$), 124 jours ($V = 17,6\%$) après le début du cycle. La durée de la croissance totale des deuxièmes pousses élémentaires terminales a, de fait, été plus longue sur l'arbre A ($m = 138$ jours, $V = 8,3\%$) que sur les arbres H (95 jours) et M (110 jours).

★ Chez les pousses bicycliques, la longueur des deuxièmes pousses élémentaires représente 25% en moyenne de la longueur de la pousse totale, 32% de la longueur de la première pousse ou 52% de cette longueur (cas de la flèche de l'arbre A) (tableau XI). Chez la pousse tricyclique les proportions sont plus faibles, la deuxième pousse élémentaire intermédiaire représentant seulement 16% de la longueur de la pousse totale, 22% de la longueur de la première pousse.

Le troisième cycle de croissance

Commencée aux environs du 25 juin, 50 jours après le début

(1) 12, 16, 24, 27, 31 et 44%.

du deuxième cycle, quand la pousse de ce dernier atteignait 62% de sa longueur et que le premier cycle était déjà terminé, la phase active du troisième cycle de croissance a duré 20 jours. Elle s'est achevée aux environs du 15 juillet, comme celle du deuxième cycle de l'arbre M.

Les maximums d'allongement sont restés faibles tout au long du cycle (7% et 43% des vitesses atteintes au cours des premier et deuxième cycle), l'allongement se terminant aux environs du 23 septembre, 90 jours après le début du cycle.

La pousse formée a été très courte, bourgeon compris, comme certaines deuxième pousses élémentaires et troisième pousses élémentaires développées au cours de l'année précédente (1) (tableau XI). Sa longueur représente seulement 8% de la longueur totale de la pousse annuelle, 11 et 53% de la longueur des première et deuxième pousses.

Dans les cas où le développement des bourgeons terminaux a été suivi régulièrement (arbres H et M), il est intéressant de noter que chez les pousses monocycliques les tout premiers allongements de ces bourgeons ont été enregistrés au cours de la première quinzaine de juin, c'est-à-dire à la fin de la période de croissance active de ces pousses, et peu après la date approximative du départ du deuxième cycle des autres pousses. Chez les pousses bicycliques, les tout premiers allongements du bourgeon se sont manifestés dans les 15 premiers jours de juillet, c'est-à-dire à la fin de la période de croissance active de certaines de ces pousses et au cours de celle de la troisième pousse élémentaire terminale des pousses tricycliques.

Les allongements des bourgeons se sont poursuivis pendant une centaine de jours chez les pousses monocycliques, 65 jours sur les flèches des arbres H et M, c'est-à-dire, pour ces deux flèches, durant un laps de temps sensiblement plus long que celui qui s'est écoulé entre la fin de la période de croissance active et l'arrêt total des allongements (cf. p.120).

(1) Le devenir d'une telle pousse n'ayant pas été suivi en 1972, c'est uniquement en raison de sa ressemblance avec les pousses de l'année précédente qu'elle n'a pas été considérée comme un bourgeon polycyclique.

4. Comparaison du déroulement de la croissance des pousses au cours des années 1969, 1970 et 1971

Une comparaison du déroulement de la croissance des différentes pousses examinées au cours des années 1969, 1970 et 1971 dégage tout d'abord un certain nombre de traits, indépendants des années considérées, liés à la structure même des pousses et/ou à leur situation dans l'arbre.

★ L'allongement des pousses ayant été suivi à deux niveaux distincts des arbres, la flèche, ses ramifications et les branches voisines d'une part, les branches basses d'autre part, la première caractéristique mise en évidence est bien la différence entre les deux niveaux considérés, différence qui se manifeste moins dans le déroulement même de la croissance des pousses que dans ses limites et dans sa durée. Quelle que soit l'année en effet, la période de croissance active des pousses est toujours plus courte dans les branches basses qu'au sommet des arbres : un début nettement plus tardif mais aussi une fin nettement plus précoce dans les branches basses qu'au sommet sont responsables de cet état de fait.

Une différence importante existe aussi entre les dates de mise en place des 25, 50 et 75% de la longueur totale des pousses entre les deux niveaux, ces dates étant en effet nettement plus précoces dans les branches basses qu'au sommet. Les durées des périodes définies par ces pourcentages, abstraction faite de leur date d'intervention, sont cependant souvent comparables entre les deux niveaux.

Une différence s'inscrit enfin dans la longueur des pousses mises en place, toujours nettement plus courtes au niveau des branches basses qu'au sommet des arbres.

★ Les différences constatées entre les deux niveaux des arbres se retrouvent au niveau supérieur entre les pousses monocycliques et les pousses polycycliques. Les pousses monocycliques ont, en effet, des périodes de croissance active plus courtes que les pousses polycycliques en raison d'une précocité plus grande de la fin de cette période, le décalage du début de cette période entre les deux types de pousses étant peu marqué.

La période de croissance active des pousses monocycliques du niveau supérieur, tout en étant plus courte que celle des pousses polycycliques, demeure néanmoins plus longue que celle des pousses des branches basses, toutes monocycliques sauf exception.

Il apparaît aussi que les dates de mise en place des 25, 50 et 75% de la longueur totale des pousses sont d'une façon générale un peu plus précoces sur les pousses monocycliques que sur les pousses polycycliques tout en demeurant plus tardives que sur les branches basses. La longueur des périodes définies par ces pourcentages varie peu entre les deux types de pousses (en 1970 et en 1971 notamment).

Les pousses monocycliques sont plus courtes que les pousses polycycliques, bien que quelques exceptions puissent être notées, mais plus longues, pour chacun des arbres, que les pousses monocycliques des branches basses.

★ A chacun des deux niveaux des arbres et pour les trois années étudiées, la longueur totale des pousses est significativement liée à la durée de la période de croissance active. Au niveau supérieur, cette longueur est significativement liée aussi à la date de la fin de cette même période.

★ Dans les niveaux supérieurs et pour les trois années, la croissance de certaines pousses englobe jusqu'à trois cycles.

★ Il existe des différences, constantes au cours des trois années, entre la croissance des pousses élémentaires intermédiaires et terminales d'un même cycle. Le début de la croissance est plus précoce chez les pousses intermédiaires que chez les pousses terminales, le décalage entre les deux dates pouvant varier en moyenne de quelques jours (3-4) pour le premier cycle notamment (1) à un mois pour les cycles d'ordre supérieur.

Entre les deux types de pousses d'un même cycle, la fin de la croissance (2) se situe dans l'intervalle maximum moyen d'une quinzaine

-
- (1) Les pousses monocycliques peuvent être considérées comme pousses élémentaires terminales du premier cycle et comparées aux premières pousses élémentaires intermédiaires des pousses polycycliques.
 - (2) Il s'agit, pour les pousses élémentaires terminales, de la fin de la croissance active.

de jours, la fin de la croissance des pousses élémentaires intermédiaires étant légèrement plus précoce que la fin de la croissance active des pousses élémentaires terminales.

La durée moyenne totale de la croissance (1) est plus courte sur les pousses élémentaires terminales que sur les pousses élémentaires intermédiaires, mais il est remarquable que, quelle que soit l'année, elle soit cependant peu différente entre les deux types de pousses du premier cycle de croissance.

Les pousses élémentaires intermédiaires ont tendance à être plus longues que les pousses élémentaires terminales, sauf en ce qui concerne le premier cycle de croissance.

★ Quelle que soit l'année, les premiers et deuxièmes, puis deuxièmes et troisièmes cycles intermédiaires ou terminaux se recouvrent partiellement (2), à de rares exceptions près, sur une durée moyenne au moins égale à 20 jours (fig. 24). Le début des deuxième et troisième cycles se situe à un mois environ du début du cycle précédent et au début ou dans la période de croissance la plus importante des pousses formées au cours de ce dernier.

En raison du décalage de la période de croissance des pousses élémentaires intermédiaires et terminales, il apparaît que, pour les trois années, le deuxième cycle intermédiaire est presque contemporain du premier cycle terminal. Dans la seule année 1969, qui présente quatre cycles de croissance, le troisième cycle intermédiaire est presque contemporain du deuxième cycle terminal, le quatrième cycle terminal étant presque contemporain du troisième.

★ Centrée sur le mois de mai, quel que soit le niveau de l'arbre considéré, la période de croissance active des pousses totales débute *au cours du mois d'avril* quelle que soit l'année. Elle s'achève *fin mai* dans les branches basses, *courant juin et début juillet* dans les niveaux supérieurs.

Avril et mai, mai et juin, juin et juillet voient se développer respectivement les premier, deuxième et troisième cycles de crois-

-
- (1) Il s'agit, pour les pousses élémentaires terminales, de la durée moyenne totale de la croissance active.
- (2) Les troisième et quatrième cycles présents sur une seule année n'échappent pas à cette règle du recouvrement.

sance, le quatrième cycle se développant au cours du mois de juillet la seule année où il est observé.

A côté de l'ensemble des traits qui viennent d'être considérés s'inscrivent des fluctuations annuelles de la nature des pousses et de leur fréquence, de leur longueur ainsi que des différentes étapes de leur mise en place. L'examen de ces fluctuations et la recherche de leur explication climatique possible fait l'objet de la deuxième partie de ce chapitre.

II. VARIATIONS ANNUELLES DES POUSSES ET DES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LEUR MISE EN PLACE. LEUR CORRESPONDANCE AVEC LE CLIMAT

A. Variations annuelles des pousses et climat

★ La longueur moyenne des pousses entières mises en place en 1969 (tableau XI et tableau page suivante) excède de moitié environ la longueur totale des pousses mises en place en 1970 et en 1971, quel que soit le niveau de l'arbre considéré. La longueur de chacune des première, deuxième et troisième pousses élémentaires est supérieure à celle des pousses élémentaires correspondantes des deux autres années ; la différence est particulièrement sensible au niveau des troisièmes pousses.

Dans les niveaux supérieurs des arbres, une grande fréquence des deuxième et troisième pousses élémentaires par rapport à l'ensemble des pousses considérées chaque année caractérise l'année 1969 (tableau page suivante).

L'année 1969 est encore caractérisée par la présence des seules pousses tétracycliques observées sur les trois années et par la présence d'un cas de polycyclisme au niveau des branches basses pourtant généralement considérées comme monocycliques (PRAT, 1936 ; DEBAZAC, 1963).

La longueur des pousses entières, la longueur et la fréquence de chacune des pousses élémentaires mises en place au cours des années 1970 et 1971 sont peu différentes et bien inférieures à celles de 1969.

FREQUENCES (F) ET LONGUEURS MOYENNES (Lm) DES DIFFERENTS TYPES DE POUSSES

	1969		1970		1971	
	F	Lm	F	Lm	F	Lm
Pousses entières						
Niveaux supérieurs		24,5cm		14,2cm		13,8cm
Branches basses		8,0cm		3,3cm		2,7cm
Pousses élémentaires (intermédiaires et terminales des niveaux supérieurs)						
1ère		18,7cm		11,5cm		12,2cm
2ème	75,0%	6,0cm	43,7%	4,6cm	50,0%	3,9cm
3ème	18,7%	6,4cm	12,5%	1,7cm	8,3%	1,7 cm
4ème	6,2%	6,3cm				

Les faits précédents révèlent un parallélisme certain avec le climat annuel analysé page 88 *et sq.* et résumé dans les tableaux VIII et X. En effet, les variations de la longueur des pousses suivent les variations de l'indice annuel d'Emberger ; la longueur moyenne des pousses entières de l'année 1969 est double de celle des deux autres années pour un bilan hydrique annuel deux fois moins déficitaire (tableau X). Quatre cycles de croissance dans les niveaux supérieurs des arbres, un cas de polycyclisme dans les branches basses, une grande fréquence des différents types de pousses élémentaires, la longueur relativement élevée de ces pousses n'apparaissent qu'en 1969, année humide (précédée d'une année également humide).

★ La longueur moyenne du bourgeon mis en place au cours de chacune des années 1969, 1970 et 1971, respectivement égale à 7,5 et 8 mm (1) ne présente pas un rapport aussi simple avec les conditions climatiques. En particulier, dans les niveaux supérieurs des arbres, le bourgeon terminal de 1971 est plus long que celui de 1969, alors que, compte tenu des conditions climatiques de 1971 vis-à-vis de celles de 1969, il

(1) La longueur moyenne du bourgeon mis en place en 1968 est de 1 cm. 1968 fut une année relativement humide (611 mm de pluie) précédée d'une année très sèche (1967 : 279 mm de pluie).

devrait être au plus égal au bourgeon terminal de cette dernière année (1). De même, le bourgeon terminal de 1969 paraît trop court vis-à-vis de la longueur totale de la pousse qui le porte, comme du climat de cette année (2).

L'ensemble des relations du bourgeon avec la pousse qu'il termine et avec celle qu'il édifiera conduit à deux remarques : 1°) l'influence de l'état dans lequel se trouve l'arbre au terme d'une année sur la croissance l'année suivante (influence dont l'intervention apparaîtra dans les pages qui suivent) passe vraisemblablement *aussi* par d'autres voies (telle que celle que représentent les réserves nutritives) que la taille ou la vigueur du bourgeon terminal ; 2°) tout se passe comme si un certain facteur, inverse de l'ensemble des conditions de croissance de l'année antérieure, intervenait dans la genèse du bourgeon.

B. Etapes du déroulement de la croissance en longueur des pousses et climat

1. Croissance des pousses entières

a. ★ Le début de la période de croissance active des pousses des niveaux supérieurs, en moyenne proche de mi-avril dans les trois années analysées, est cependant un peu plus tardif en 1971 (19/4) qu'en 1969 (14/4) et qu'en 1970 surtout (11/4). Il intervient au terme d'un délai peu variable après la fin de la dernière période pluvieuse de l'hiver en 1969 et en 1970, de l'hiver et des premiers jours du printemps en 1971 (22 jours après en 1969, 19 jours après en 1970, 15 jours après en 1971). Mais le retard du début de la période de croissance active en 1971 par rapport aux deux autres années semble plutôt pouvoir être mis en relation avec les températures minimums moyennes faibles du mois de mars, plus faibles qu'en 1970 et qu'en 1969 surtout (tableau VIII et IX).

-
- (1) L'absence de toute corrélation entre la longueur de la pousse et celle du bourgeon terminal en 1971 semble refléter cet état de fait.
 - (2) Cette observation rend certainement compte de la corrélation positive existant entre la longueur du bourgeon terminal de 1969 et la pousse de 1970 (tableau XIII), malgré la grande différence séparant les caractéristiques générales du climat de ces deux années.

Le fait que le début de la période de croissance active de certaines pousses se situe fin mars en 1969 - alors que ce phénomène ne se retrouve pas au cours des deux autres années - vient étayer l'hypothèse précédente d'une influence des températures, 1969 étant en effet la seule année à présenter des températures relativement élevées dans les dix derniers jours de février et les vingt premiers jours de mars (tableau IX).

La précocité du début de la période de croissance active en 1970 n'est peut-être pas indépendante enfin de la régularité de l'augmentation des températures au cours du mois de mars de cette année.

Quoi qu'il en soit, la précocité toute relative de la période de croissance active en 1970 d'une part, le retard de cette période en 1971 d'autre part, peuvent être interprétés aussi comme un écho (probablement par le biais des bourgeons, des pousses et des réserves nutritives) des conditions de croissance de l'année antérieure, favorables pour 1970, défavorables pour 1971.

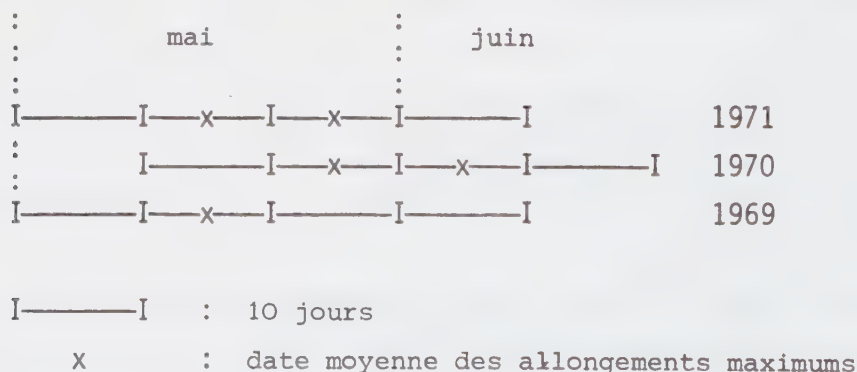
★ Dans les pousses des branches basses, le début de la période de croissance active, toujours plus tardif que dans les niveaux supérieurs, se situe, comme dans ces niveaux, légèrement plus tard en 1971 qu'en 1970 et qu'en 1969. Le décalage des dates entre les trois années ne semble pas devoir être lié à d'autres causes que celles qui viennent d'être avancées pour les niveaux supérieurs, le décalage entre les deux niveaux - plus accentué en 1970 que dans les deux autres années - pouvant être attribué aux seules interrelations de croissance entre les différentes parties de l'arbre.

b. La période d'accélération maximum des vitesses d'allongement est centrée, quel que soit le niveau de l'arbre considéré, sur le premier mai en 1969 et en 1971, sur le 11 mai en 1970. La situation de cette période ne montre aucune relation avec la pluviométrie, tantôt faible (1969 et 1970), tantôt forte (1971), de l'ensemble du mois précédent, pas plus qu'avec la pluviométrie de périodes plus courtes dans ce mois. Une relation s'établit par contre avec les températures : en 1970, le retard par rapport aux deux autres années de la période d'accélération maximum des vitesses d'allongement peut être mis en relation avec les températures particulièrement basses du mois d'avril (tableau

(VIII). Il apparaît de plus qu'en 1969 et 1970 les accélérations maximums n'interviennent qu'après les 10 premiers jours de l'année présentant une température minimum moyenne supérieure à 10°C (1) (tableau VIII). Le phénomène ne peut se vérifier en 1971 en raison du retard (dû aux températures de mars) du début de la période de croissance active et de la présence de températures toutes supérieures à 10°C au cours du mois d'avril. Mais ces températures d'avril expliquent peut-être ici que les accélérations maximums interviennent dans un très bref délai après le début de la période de croissance active.

C. Les périodes d'allongements très importants et importants suivant immédiatement la phase des accélérations maximums sont, tout comme elle, décalées en 1970 par rapport à 1969 et à 1971, quel que soit le niveau de l'arbre considéré.

Ces périodes durent globalement une quarantaine de jours, quelle que soit l'année (du premier mai au 10 juin en 1969 et en 1971, du 11 mai au 20 juin en 1970) et recouvrent invariablement la période du 11 mai au 10 juin. Elles correspondent approximativement à la mise en place de 50% de la longueur totale des pousses (c'est-à-dire la mise en place des 25 à 75% de cette longueur) quelle que soit l'année. Pour l'ensemble des pousses examinées, le plus grand nombre des allongements maximums se situe aux environs du 16 mai en 1969, des 16 et 26 mai en 1971, 26 mai et 5 juin en 1970 (figure suivante).



(1) Cette température de 10°C est signalée par BALDWIN (1931) pour divers conifères du nord-est des Etats Unis d'Amérique. Elle limite pour lui la période de croissance faible des pousses en début de végétation.

★ La distribution des pluies ne semble pas pouvoir être mise en relation avec l'existence même des périodes d'allongement très important et important, les pluies les plus abondantes se situant, en effet, tantôt à leur début (1969), tantôt au cours de leur seconde moitié (1970 et 1971) (fig. 16).

Aucune relation flagrante entre la date des allongements maximums et les pluies ne se dégage. Il faut noter cependant que ces allongements maximums interviennent invariablement 15 jours après la phase des accélérations maximums d'allongement et que le délai de 15 jours correspond aussi, grossièrement, au nombre de jours écoulés depuis les dernières pluies.

Le maintien des allongements maximums sur une période plus longue en 1970 et en 1971 qu'en 1969 ne trouve pas d'explication dans la pluviométrie des périodes qui précèdent le prolongement de ces allongements maximums, mais il apparaît que ce prolongement lui-même se produit sur une période relativement humide (44 mm de pluie) chaque année.

★ Les températures n'apportent aucune explication de la durée des périodes d'allongement important et très important. Les températures minimums, par exemple, qui ont régné au cours de ces périodes sont en effet soit peu variables et relativement basses (1969, $12^{\circ}3$), soit régulièrement croissantes et relativement élevées (1970, $14^{\circ}5$), soit enfin fort variables et relativement élevées (1971, $13^{\circ}6$) (tableau IX).

Les allongements maximums interviennent au cours des trois années après une période de températures minimums voisines de 11 et 12° mais se situent dans une période de températures très différentes. Ils se prolongent en 1970 et en 1971 sur des périodes où les températures sont soit nettement plus basses (1971), soit nettement plus élevées que dans la période précédente (1970) (tableau IX).

★ Aucune explication climatique de la durée des périodes d'allongement très important et important comme de la date des allongements maximums ne s'impose donc. Si la variation du déclenchement de telles périodes paraît effectivement sous la dépendance du climat et peut être attribuée aux mêmes causes que la variation des périodes d'accélération maximum des allongements entre les trois années, la durée même de ces périodes paraît inéluctable et affranchie des conditions externes ; le

fait qu'en 1970 le retard initial du phénomène se retrouve exactement reporté à son terme vient appuyer cette interprétation.

d. Au niveau des branches hautes et de la flèche, la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques devance en moyenne d'un mois celle des pousses polycycliques en 1969 et en 1971, de dix jours seulement celle de ces dernières en 1970. Au niveau des branches basses, la fin de la période de croissance active se situe, pour les trois années, 15 à 20 jours avant la fin de cette même période chez les pousses monocycliques des niveaux supérieurs (tableau suivant).

DATES MOYENNES DE LA FIN DE LA PERIODE DE CROISSANCE ACTIVE

		1969	1970	1971
Niveaux	pousses polycycliques	23/7	25/6	7/7
supérieurs	pousses monocycliques	20/6	15/6	5/6
Branches basses		4/6	29/5	15/5

★ Chez les pousses monocycliques des niveaux supérieurs et des branches basses, l'arrêt de la croissance active présente une précocité croissante de 1969 à 1970 et à 1971. Ni les précipitations antérieures à ces arrêts (respectivement pour 1969, 1970 et 1971 : 332, 222 et 310 mm depuis janvier ou 203, 139 et 240 mm depuis mars, ou 139, 78 et 99 mm depuis le début de la croissance active, ou 130, 44 et 64 mm depuis le début de la période des allongements importants et très importants) ni les températures des mêmes périodes (fort diverses) ne suffisent à expliquer le phénomène.

Par ailleurs, chez les pousses monocycliques des niveaux supérieurs l'arrêt de la croissance active se situe soit avant (14 jours en 1969) soit après (8 et 9 jours en 1970 et 1971) le début de la sécheresse. Dans les branches basses, il se situe toujours avant cette dernière mais 30 jours avant en 1969 et seulement 11 et 14 jours en 1970 et 1971.

Le fait qu'il n'y ait aucune explication climatique accessible à la précocité de plus en plus grande des arrêts de la croissance active et le fait que la croissance active puisse s'achever, en 1969 notamment, avant la sécheresse, sans que la température ou les précipitations de la saison puissent être mises en cause, suggèrent l'intervention d'un facteur autre que le climat contemporain plus ou moins antérieur. L'hypothèse de l'intervention d'une influence des conditions climatiques de l'année précédente permet d'ébaucher une explication : la différence de la date d'arrêt de la croissance active en 1970 sur la date d'arrêt en 1969 est faible au regard des différences des pluviométries respectives de ces deux années au cours de la croissance active. Cela peut être considéré comme une conséquence des conditions climatiques favorables de 1969 qui, retentissant sur la croissance des pousses de 1970, l'ont prolongée au-delà des limites qu'elle aurait atteint si les seules conditions climatiques de 1970 avaient été en cause. A l'inverse, la croissance active des pousses de 1971, malgré une pluviométrie plus favorable qu'en 1970, se serait arrêtée plus tôt encore qu'en 1970 par suite des effets des conditions défavorables de cette même année.

★ Chez les pousses polycycliques, les dates de la fin de la période de croissance active, plus précoces en 1970 qu'en 1971 et qu'en 1969 surtout (cf. tableau p. 158), évoluent de la même façon que les quantités de pluies tombées depuis le début de la saison de végétation (depuis mars approximativement) jusqu'à la sécheresse, ces quantités de pluie étant beaucoup moins abondantes en 1970 (140 mm) qu'en 1971 (239 mm) et 1969 (278 mm).

Mais chez ces pousses polycycliques, la fin de la période de croissance active se situe, en moyenne, peu après le début de la sécheresse estivale en 1969 (20 jours après) et en 1970 (17 jours après) et bien après cette dernière (40 jours environ) en 1971. Les quantités de pluies tombées depuis le début de la saison de végétation jusqu'à la sécheresse ne peuvent rendre compte de ces délais. L'exceptionnelle longueur de celui de 1971 peut être cependant reliée à la *nature* des précipitations immédiatement antérieures à la sécheresse (pluies *non* orageuses) et à leur *répartition* au cours du mois précédant cette

dernière (12 jours de pluies quasi consécutifs au lieu de 7 et 4 plus dispersés en 1969 et 1970), les quantités de pluie ne présentant par contre aucune relation avec lui (72 mm en 1971 contre 86 et 69 mm en 1969 et 1970 dans ce dernier mois ou même 98 mm en 1971 contre 187 et 78 mm en 1969 et 1970 depuis le début de la croissance active).

S'il n'est pas exclu qu'une influence des conditions météorologiques de l'année précédente se manifeste sur les pousses polycycliques comme sur les pousses monocycliques (notamment en 1970 où l'on peut supposer que la fin de la période de croissance active aurait pu être plus précoce qu'elle ne l'est effectivement si l'année 1969 n'avait été humide) cette influence est faible comme le manifeste le fait que l'arrêt est toujours postérieur au début de la sécheresse.

Les pousses polycycliques paraissent donc plus que les pousses monocycliques sous la dépendance des conditions actuelles. Ceci est probablement dû à leur structure qui repose en partie sur des éléments élaborés au cours de l'année même, alors que chez les pousses monocycliques cette structure repose totalement sur des éléments élaborés l'année précédente.

★ La fin de la période de croissance active se situe au cours des trois années dans une période où les températures minimums moyennes atteignent des valeurs comprises entre 17 et 20°C pour les pousses polycycliques, 14 et 18°C pour les pousses monocycliques des niveaux supérieurs, 11 et 16°C pour les pousses des branches basses. Aucun rapport entre les variations de ces températures minimums moyennes et les dates de la fin de la période de croissance active ne peut donc être mis en évidence.

★ Pour les niveaux supérieurs, il existe une corrélation significative entre la longueur des pousses mises en place et la date de la fin de la période de croissance active quelle que soit l'année (tableau XIII). Mais pour les branches basses, cette corrélation n'existe qu'en 1970, et cela tient peut-être à l'intervention de la grande sécheresse qui a sévi cette année-là.

e. Etant donné que la variation des durées de la période de croissance active dépend en grande partie des dates de la fin de cette

période, ces durées se distribuent entre les trois années sur l'ensemble des pousses des niveaux supérieurs et des branches basses à peu près de la même façon que les dates (fig. 24 et tableau suivant).

DUREE DE LA PERIODE DE CROISSANCE ACTIVE (EN JOURS)

		1969	1970	1971
Niveaux	pousses polycycliques	100	76	80
supérieurs	pousses monocycliques	66	63	44
Branches basses		40	37	25

Sur les pousses polycycliques, les durées de la période de croissance active sont en moyenne nettement plus élevées en 1969 qu'en 1970 et qu'en 1971, années pour lesquelles elles sont semblables. Sur les pousses monocycliques des niveaux supérieurs et des branches basses, elles sont par contre comparables en 1969 et en 1970, mais nettement différentes en 1971 où elles sont plus courtes qu'au cours des deux autres années. Les correspondances climatiques d'une telle distribution restent identiques à celles qui ont été avancées précédemment à propos des dates de la fin de la période de croissance active. Il apparaît, en effet, que les pousses monocycliques des niveaux supérieurs et des branches basses reflètent beaucoup plus, dans la durée de leur période de croissance active, les conditions favorables ou défavorables de l'année précédente qu'elles ne reflètent celles de l'année en cours alors que l'inverse se produit chez les pousses polycycliques ; la chute brutale de la durée de la période de croissance active en 1970 par rapport à celle de 1969 en est un exemple.

Quoiqu'il en soit, la longueur totale des pousses mises en place présente une corrélation significative avec la durée de la période de croissance active quel que soit le niveau de l'arbre considéré et quelle que soit l'année (tableau XIII). Dans les niveaux supérieurs, en 1970, le coefficient de corrélation est cependant peu important.

f. ★ L'examen de la date de mise en place de chacun des pourcentages (25, 50 et 75%) de la longueur totale des pousses révèle que la date de mise en place des 25% se situe, dans les niveaux supérieurs des arbres, soit au début de la période des allongements importants et très importants des pousses (1969 et 1971), soit dans la période des accélérations maximums des vitesses d'allongement (1970). Dans les pousses des branches basses, elle coïncide à peu près avec le début de la période de croissance active (1970 et 1971), mais peut correspondre à la période des accélérations maximums des vitesses d'allongement (1969). La date de mise en place des 25% varie peu entre les trois années et beaucoup moins encore dans les niveaux supérieurs des arbres que dans les branches basses.

La date de mise en place des 50% se situe toujours au mois de mai, dans la période des allongements importants et très importants des pousses, quel que soit le niveau des arbres considéré. La date de mise en place des 75% se situe toujours sur la fin des allongements importants et très importants des pousses ou peu après cette fin (première quinzaine de juin) dans les niveaux supérieurs des arbres, mais plus souvent sur la fin de la période de croissance active (deuxième quinzaine de mai) au niveau des branches basses. Les dates de mise en place des 50 ou des 75% sont un peu plus variables, entre les trois années, que les dates de mise en place des 25%, la variation étant de l'ordre de 10-11 jours au plus.

La dispersion des dates de mise en place des 25, 50 et 75% parmi les pousses examinées est en général la moins forte en 1971, la plus forte se trouvant soit en 1969, soit en 1970.

★ Chacune des périodes délimitées par les dates de mise en place des 25-50% et des 50-75% de la longueur totale des pousses (1) est en général plus longue en 1969 qu'en 1970 et 1971. Alors qu'en 1969 ou en 1970, branches basses exceptées, les deux périodes sont de longueur à peu près identique (leur différence est de 2-3 jours), en 1971, la période 50-75% est toujours plus longue, branches basses exceptées, que la période 25-50%, la différence étant de 5-6 jours. Il apparaît que

(1) La durée d'une période varie de 10 à 20 jours suivant le type de pousse et l'année considérée.

c'est seulement au cours de cette année que la mise en place de la période 50-75% coïncide avec des précipitations, en l'occurrence les précipitations de la deuxième quinzaine de mai, dont les effets se font sentir (cf. p. 159) sur la prolongation de la période de croissance active au-delà du début de la sécheresse.

Pour une même année, la dispersion de la durée de la période de 25-50% parmi les pousses est en général moins forte (1) que celle de la période 50-75%. Le caractère inéluctable d'une partie au moins de la croissance, déjà signalé p. 157, semble se traduire aussi dans ce phénomène.

g. ★ Le temps qui sépare la fin de la période de croissance active de la fin de l'allongement total des pousses diffère selon les arbres, les pousses et les années (fig. 24 et tableau suivant).

DATES MOYENNES DE LA FIN DES ALLONGEMENTS, DUREE MOYENNE (EN JOURS) DE LA PERIODE COMPRISE ENTRE LA FIN DE LA CROISSANCE ACTIVE ET LA FIN DES ALLONGEMENTS CHEZ LES ARBRES A, H ET M. (Entre parenthèses, coefficients de dispersion des dates et des durées entre les différentes pousses).

Année	Branches basses	Niveaux supérieurs	
		pousses monocycliques	pousses polycycliques
1971	A : 3/10 - 140 (1,8%) (3,5%)	14/9 - 101 (4,5%) (11,2%)	21/9 - 79 (4,0%) (19,7%)
	H et M : 31/5 - 16 (4,5%) (30,9%)		
1970	11/6 - 13 (3,3%) (30,6%)	28/6 - 13 (5,3%) (39,3%)	16/9 - 81 (11,5%) (31,6%)
1969	A : 12/8 - 61 (6,8%) (56,9%)		
	H : 3/7 - 22 (4,5%) (20,3%)	4/7 - 16 (5,4%) (51,8%)	15/8 - 22 (7,2%) (46,4%)
	M : 8/6 - 13 (1,8%) (21,6%)		

(1) Elle est même nulle dans les niveaux supérieurs des arbres en 1971.

Dans les pousses des branches basses, la différence est très marquée en 1969 entre les trois arbres étudiés, en 1971 entre les arbres H et M d'une part et l'arbre A d'autre part. Pour l'une et l'autre année, l'arbre A présente toujours la durée la plus grande. En 1970, il n'existe pas de différence sensible entre les arbres ; la valeur absolue de cette durée est peu élevée et égale à celle de l'arbre M en 1969, voisine de celle des arbres H et M en 1971. La durée la plus grande se situe en 1971 et caractérise l'arbre A ; la dispersion de cette durée entre les pousses de cet arbre est faible, comme l'est aussi celle de la date de la fin des allongements.

Dans les pousses des niveaux supérieurs, les pousses monocycliques doivent être distinguées des pousses polycycliques. Chez les pousses monocycliques, deux exceptions mises à part, le temps qui sépare la fin de la période de croissance active de l'arrêt total des allongements est peu important en 1969 et en 1970, très important en 1971, avec une dispersion parmi les pousses beaucoup plus faible qu'au cours des deux autres années. Chez les pousses polycycliques, ce temps est semblable en 1970 et en 1971 et beaucoup plus long qu'en 1969 ; sa dispersion entre les pousses considérées est cependant beaucoup plus faible en 1971 qu'au cours des deux autres années. Chez l'un et l'autre type de pousse, la date la moins variable de la fin des allongements entre les pousses se situe en 1971.

Il apparaît donc que l'année 1971 se caractérise par de longues durées de la période écoulée entre la fin de la croissance active et la fin de l'allongement total des pousses, par la régularité de ce phénomène parmi les pousses considérées ainsi que par la régularité, parmi les pousses, de la date de la fin des allongements.

★ Une explication de la longueur de l'intervalle compris entre la fin de la période de croissance active et celle de l'allongement total des pousses, intervalle court en 1969, long en 1970 et en 1971 chez les pousses polycycliques du moins, peut être trouvée dans le fait que, comme en attestent les mesures de bourgeons effectuées en 1971 (p. 148), la mise en place de l'ébauche du bourgeon se situe peu après le démarrage de la croissance de la pousse qui le porte. Il en résulte qu'en 1969 l'élaboration du bourgeon a pu être accélérée par les pré-

precipitationstardives (1) (de juillet), postérieures à ce démarrage, d'où un intervalle court, alors qu'en 1970 et 1971 cette élaboration ayant lieu en période sèche a été plus lente, d'où un intervalle long. Aucune relation de ce type ne peut être avancée pour expliquer les variations de l'intervalle en question chez les pousses monocycliques des niveaux supérieurs et des branches basses. Il faut noter d'ailleurs que, par suite du décalage de la fin de la croissance active entre les différents types de pousses et les niveaux des arbres, l'intervalle entre cette dernière et la fin de l'allongement total des pousses se localise en pleine sécheresse estivale pour les pousses polycycliques, tantôt en période sèche (1970 et 1971), tantôt en période pluvieuse (1969) pour les pousses monocycliques des niveaux supérieurs, plus régulièrement en période pluvieuse pour les branches basses. Une influence directe des conditions climatiques contemporaines de l'intervalle sur la durée même de cet intervalle n'est pas concevable.

Il n'est pas exclu cependant que l'homogénéité, observée en 1971 entre les différentes pousses, des dates d'arrêt des allongements et des durées des périodes écoulées entre la fin de la croissance active et cet arrêt soit une conséquence des températures moyennes de la deuxième quinzaine d'août, supérieures de 3,5°C (tableau IX) à celle des deux autres années, qui auraient précipité la croissance du bourgeon sur toutes les pousses.

h. La difficulté de relier la fin des allongements et l'importance de la durée de la période qui la sépare de la fin de la période de croissance active à un élément quelconque du climat se retrouve lorsqu'il s'agit de rechercher les causes possibles de la durée totale des allongements, cette durée - calculée à partir du début de la période de croissance active peu variable entre les années - tirant toutes ses différences entre arbres, pousses et années de la date de l'arrêt complet de ces allongements (tableau page suivante). L'analyse n'en a pas été menée plus avant.

(1) Naturellement, les mêmes précipitations tardives de 1969 sont aussi, pour une grande part, à l'origine de la croissance importante des pousses de cette année.

DUREE TOTALE MOYENNE DES ALLONGEMENTS (EN JOURS)

Années	Branches basses	Pousses monocycliques	Pousses polycycliques
1971	A : 163 H : 41 M : 23	144	156
1970	50	77	159
1969	A : 113 H : 78 M : 43	86	121

La corrélation de la longueur totale des pousses avec la durée totale des allongements ne s'avère significative, dans les niveaux supérieurs, qu'en 1969 - seule année où le temps écoulé entre la fin de la croissance active et la fin de l'allongement total est relativement courte -. Dans les branches basses, la corrélation est significative en 1970 et en 1971 (tableau XIII).

2. Croissance des pousses élémentaires

L'examen des courbes de croissance des pousses élémentaires, celles des figures 21 à 23 entre autres, montre que dans l'intervalle compris entre la fin des allongements importants et très importants et la fin de la croissance active, un certain regain de la croissance totale a lieu en 1969 alors qu'il est bien moins marqué en 1971 et nul en 1970. Or, cet intervalle correspond à l'essentiel de la croissance des pousses de 2ème, 3ème et 4ème cycles en 1969, de 2ème et 3ème cycle en 1971, tandis qu'en 1970 ne s'y déroule presque que le ralentissement du 2ème cycle. Il s'ensuit que les relations entre les étapes de la croissance des divers cycles et les données et événements climatiques sont vraisemblables (1). Cependant, comme les cycles de croissance empiètent

(1) Il a été souligné (p. 159) que la fin de la croissance active dépend en particulier de la pluviométrie précédant la sécheresse estivale.

les uns sur les autres, que les décalages entre cycles successifs d'ordre élevé varient au sein d'un même arbre et semblent obéir à des corrélations dont l'analyse ne peut être tentée dans le cadre des présentes recherches, que ces décalages peuvent entraîner la superposition de deux cycles d'ordre différent la même année sur le même arbre (ainsi le quatrième cycle de la courbe du bas de la figure 21 et le troisième cycle de la courbe située au-dessus), l'analyse de détail des relations entre la croissance des pousses élémentaires et les données climatiques - paraissant assez vaine - n'a pas été tentée pour l'instant au-delà de la distinction entre pousses monocycliques et pousses polycycliques qui a été faite.

C. Conclusions

Les principales caractéristiques des pousses (longueur, fréquence des structures) révèlent un parallélisme certain avec le climat annuel, en particulier la somme des précipitations et le bilan hydrique. La dimension du bourgeon terminal dépend moins directement du climat de l'année et ses relations avec la longueur de la pousse qu'il édifiera sont lâches.

Le début de la croissance active des pousses qui intervient avec un décalage entre pousses des branches basses et pousses des niveaux supérieurs, paraît lié aux températures minimums du mois de mars, mais est aussi un écho des conditions de croissance de l'année antérieure.

Le début des allongements importants, marqué par une période d'accélération maximums, semble exiger l'établissement de températures minimums moyennes supérieures à 10°C depuis 10 jours au moins. Les allongements maximums interviennent environ 15 jours après le début des allongements importants. La durée des allongements importants, pratiquement fixe, paraît indépendante des conditions météorologiques régnantes.

Chez les pousses monocycliques, la fin de la croissance active paraît dépendre d'une action combinée des précipitations de la saison de végétation en cours et de l'ensemble des conditions de croissance de l'année précédente. Chez les pousses polycycliques, la croissance

active cesse après un temps assez fixe succédant aux pluies qui précèdent immédiatement la sécheresse, mais ce délai peut être prolongé si celles-ci sont répétées et non orageuses. L'écho des conditions de croissance de l'année précédente est moins net que chez les pousses monocycliques.

La durée de la croissance active de la pousse, avec laquelle la longueur de la pousse est toujours en corrélation, est surtout fonction de son terme.

L'élaboration du bourgeon terminal, qui commence peu après le démarrage de la croissance de la pousse qui le porte, est précipitée, chez les pousses polycycliques du moins, par les précipitations tardives.

III. ANALYSE DE L'ALLONGEMENT DES AIGUILLES AU COURS DE L'ANNEE

A. Matériel, technique et méthode

La croissance des aiguilles au cours de la période de végétation a été suivie sur l'*ensemble* des pousses mesurées (1) pour chaque arbre A, H et M.

Les aiguilles ont été mesurées aux mêmes dates que les pousses, avec un mètre ruban métallique gradué en millimètres. De fait, les aiguilles proprement dites et les brachyblastes indissociables de ces dernières ont toujours été mesurés. Aucune différence de longueur n'a été constatée entre les deux aiguilles portées par un brachyblaste.

Les aiguilles de la flèche des rameaux des branches hautes de l'arbre ont été distinguées des aiguilles des rameaux des branches basses. Dans le cas des pousses polycycliques, la croissance des aiguilles de chacune des pousses élémentaires a été suivie, mais la distinction n'a pas été faite entre les aiguilles des premières pousses élémentaires et les aiguilles des pousses monocycliques. Au niveau

(1) Ces pousses sont plus nombreuses que celles dont la croissance a été analysée au chapitre précédent (cf. p. 115 et 116).

des pousses élémentaires de même ordre, des aiguilles appartenant à des catégories nettes de taille ont été étudiées séparément. Il s'est agi, le plus souvent, des aiguilles de la flèche et de ses ramifications propres d'une part, et des aiguilles des autres rameaux, d'autre part.

A chaque date de mesure, plusieurs aiguilles, en nombre à peu près proportionnel au nombre de pousses observées par arbre, ont été mesurées et leur longueur moyenne calculée. Sur chaque pousse a été suivi l'allongement d'une ou deux aiguilles *prises au hasard* à la base puis au sommet de la partie feuillée.

B. Traitement des données

Les courbes représentatives de la variation de la longueur moyenne des aiguilles au cours du temps ont été lissées à main levée avec l'aide des moyennes mobiles et les vitesses d'allongement des aiguilles déterminées à partir des courbes lissées sur des périodes de 10 jours à compter du premier avril.

Les variations des vitesses d'allongement pour les trois années 1969, 1970 et 1971 chez les trois arbres étudiés figurent dans les graphiques des figures 25 à 28. Ces variations seront examinées, dans l'analyse qui suit, pour la période correspondant à la mise en place des 10 à 90% de la longueur totale des aiguilles.

La date de mise en place des 10% n'a souvent pas pu être précisée parce que la longueur des aiguilles correspondant à ces 10% était inférieure à la première longueur enregistrée (1). Une évaluation de la période 10-90% a cependant été faite chaque fois en fonction de cette date.

Etant donné le système de mesure, une incertitude absolue de 2 mm a été prise en compte pour déterminer la longueur totale des aiguilles.

La croissance des aiguilles de la base de la zone feuillée a été comparée à celle des aiguilles du sommet de cette zone. Longueur

(1) Dans les figures, un point d'interrogation situé à la date d'enregistrement de la première longueur signale ce fait.

totale des aiguilles, limites de leur période d'allongement, vitesses d'allongement, fluctuations de ces vitesses ont été examinées. La croissance des aiguilles a, de plus, été replacée dans le cadre de la croissance des pousses.

C. Analyse de l'allongement des aiguilles. Rapports de cet allongement avec l'allongement des pousses

1. ANNEE 1969

- a) Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses polycycliques (Fig. 25 : A et 26, Branches basses : A; tableau XII).

★ Dans les niveaux supérieurs des arbres, les 10% de la longueur totale des aiguilles de la base des pousses ont été atteints dès les premiers jours du mois de mai (1/5 : M ; 6/5 : A et H), les 90% dès la fin du mois de juillet (25/7 : M ; 30/7 : A et H), 85 jours après. Au sommet des pousses, il a fallu 80 jours environ pour que se développent les 80% de la longueur totale des aiguilles, les 10% se situant mi-mai (16/5 : A) et fin mai (31/5 : H et M), les 90% début août (4/8 : A) et mi-août (19/8 : H et M).

A la base des pousses comme à leur sommet, les vitesses maximums d'allongement des aiguilles ont été atteintes en juin (mi- et fin juin) et juillet ou uniquement en juillet, suivant l'arbre considéré. Elles ont été de même ordre pour les deux niveaux des pousses.

A la base des pousses, un ralentissement des vitesses d'allongement marque la fin du mois de juin en A et accessoirement en M. Au sommet des pousses, ce ralentissement n'est jamais perceptible.

★ Au niveau des branches basses, les 10% de la longueur des aiguilles de la base des pousses ont été atteints aux environs de la mi-mai (11/5 : H et M ; 16/5 : A), les 90% vers le 25 juillet, soit 70-75 jours après.

Au sommet des pousses, la date de mise en place des 10% s'est située vers le 26/5 en A. Bien que cette date soit difficile à préciser en H et M, elle s'est vraisemblablement située aussi courant mai.

La mise en place des 90% a eu lieu début août pour les arbres A (4/8) et M (9/8), début septembre (3/9) pour l'arbre H à la fin d'une période de reprise des allongements considérablement ralentis fin juillet-début août.

Les allongements les plus importants des aiguilles ont eu lieu fin juin et/ou dans la première quinzaine de juillet, à la base comme au sommet des pousses. Au sommet des pousses, ils ont été inférieurs à ceux de la base en H et M, égaux à ces derniers en A.

★ Quel que soit le niveau de l'arbre considéré, la croissance des aiguilles du sommet des pousses s'est effectuée avec un certain retard, variable, par rapport à celle des aiguilles de la base ; les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place quinze jours à un mois au moins après le début de la période de croissance active des pousses.

Les allongements maximums des aiguilles sont intervenus immédiatement après la phase des allongements importants des pousses polycycliques. Ils ont approximativement débuté sur la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques et la fin de la croissance des premières pousses élémentaires intermédiaires. La croissance des aiguilles s'est encore poursuivie un mois à un mois et demi après la fin de la croissance de ces pousses.

- Les aiguilles ont atteint des longueurs voisines de 6 cm dans les branches hautes des arbres et la flèche. Elles ont été souvent plus longues au sommet des pousses qu'à leur base. Sur les branches basses, arbre A excepté, elles ont été globalement plus courtes que sur les branches hautes et la flèche. Elles ont été plus courtes au sommet des pousses qu'à leur base (tableau XII).

b. Allongement des aiguilles des deuxièmes pousses élémentaires intermédiaires ou terminales des pousses polycycliques (fig. 25 : B et 26, Branches basses : B; tableau XII).

Chez les arbres H et M, la croissance des aiguilles de la flèche et de ses ramifications propres a été analysée séparément de la croissance des aiguilles des autres rameaux. Aucune distinction n'a été faite chez l'arbre A.

★ Au niveau de la flèche et de ses ramifications propres, les 10% de la longueur totale des aiguilles de la base des pousses ont été en place dès fin mai sur l'arbre H (26/5), presque un mois plus tard (environs du 20 juin) sur l'arbre M. La date de mise en place des 90% a présenté un décalage plus important encore entre les deux arbres (14 août sur l'arbre H, 28 septembre sur l'arbre M, soit 45 jours). La durée respective de la mise en place des 80% de la longueur totale des aiguilles a été de 80 (H) et 100 jours (M).

Des vitesses d'allongement élevées se sont maintenues pendant près de deux mois sur l'arbre H (juin et juillet) alors qu'elles ne se sont manifestées qu'en fin juillet sur l'arbre M, mais, dans les deux cas, elles ne se sont pas maintenues au-delà du mois de juillet.

La croissance des aiguilles du sommet des pousses a présenté dans sa première partie les mêmes caractéristiques que la croissance des aiguilles de la base, bien qu'elle ait débuté un peu plus tard (une quinzaine de jours plus tard en M) ; les vitesses d'allongement maximales ont été de même ordre. Cependant, alors que les aiguilles de la base des pousses terminaient progressivement leur croissance, les aiguilles du sommet ont connu un regain de croissance au cours du mois de septembre, avec des vitesses d'allongement voisines de celles de la première période, après une période de ralentissement important (H) voire même d'arrêt (M) des allongements au cours du mois d'août. Les 90% de la longueur totale des aiguilles ont alors été atteints soit à la même époque qu'à la base des pousses (M : 23/9), soit un mois plus tard (H : 13/9), 80 jours (M) et plus de 95 jours (H) après la date de mise en place des 10%.

A la base comme au sommet des pousses, les aiguilles ont atteint des longueurs semblables à celles des pousses monocycliques et des premières pousses élémentaires (1) déjà examinées (tableau XII).

★ Au niveau des rameaux autres que la flèche, les aiguilles des deuxièmes pousses ont été courtes (tableau XII) et, de ce fait, la date de mise en place des 10% (10% faibles) de leur longueur totale ne peut être précisée. Il est probable néanmoins, vu les premières longueurs mesurées, que cette date se situe, au plus tard, dans les vingt

(1) Leur plus grande longueur en H provient vraisemblablement du fait que la moyenne a été calculée sur un nombre réduit.

premiers jours de juillet.

Les allongements, dont les vitesses les plus élevées ont été beaucoup plus faibles qu'au niveau de la flèche, ont présenté un ralentissement (M) ou même un arrêt (H) à la fin du mois d'août, suivis d'une reprise durant les vingt derniers jours de septembre et au-delà. Au cours de cette reprise, les vitesses d'allongement maximums ont été plus importantes au sommet des pousses qu'à leur base.

Quel que soit le niveau des pousses, la date de mise en place des 90% de la longueur totale des aiguilles s'est située fin septembre - début octobre.

★ Sur l'arbre A, les aiguilles de la seule pousse bicyclique des branches inférieures qui ait été observée, avec 10% de leur longueur en place vraisemblablement courant juillet, avec 90% en place début octobre, avec des vitesses maximums d'allongement plus élevées au sommet des pousses qu'à leur base début octobre, peuvent être rapprochées des aiguilles des rameaux précédents, autres que la flèche des arbres H et M, bien que leur longueur soit supérieure.

La croissance des aiguilles de l'ensemble des deuxièmes pousses des niveaux supérieurs de l'arbre A se rapproche par contre beaucoup plus de celle des aiguilles de la flèche des arbres H et M que de celle des autres rameaux. A la base des pousses, la date de mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles a été voisine du premier juin, celle des 90%, voisine du 19 août. Au sommet des pousses, les 10% ont été en place vers le 10 juin, les 90% vers le 13 octobre.

Les vitesses maximums d'allongement ont été atteintes un peu plus tard (début août) que sur les flèches des arbres H et M. Un ralentissement important de la croissance, fin juillet, caractérise les aiguilles de la base des pousses. Un arrêt total de l'allongement des aiguilles de la partie supérieure des pousses, début septembre, une reprise de cet allongement à la fin du mois de septembre rappellent, bien que décalés par rapport à eux, les ralentissements et les reprises observés sur les aiguilles de la flèche et les rameaux voisins des arbres H et M.

La longueur des aiguilles mises en place est intermédiaire

entre la longueur des deux types d'aiguilles distingués sur les arbres H et M (tableau XII).

★ La croissance des aiguilles des deuxièmes pousses des flèches des arbres H et M et des aiguilles de l'arbre A a été en grande partie contemporaine de celle des aiguilles des premières pousses élémentaires et des pousses monocycliques.

Les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place 20 à 30 jours environ après le début de la croissance des pousses, les 90% un mois à trois mois environ après la fin de cette croissance. Un décalage d'environ deux mois a été constant au niveau des aiguilles du sommet des pousses. Une phase de ralentissement ou d'arrêt de la croissance fin août-début septembre caractérisant ces aiguilles. Les périodes des vitesses importantes d'allongement ont en partie correspondu avec celles des pousses en H et M notamment. Elles se sont prolongées au-delà de la fin de la croissance de ces dernières.

Dans le cas des rameaux autres que la flèche des arbres H et M et de la seule deuxième pousse des branches basses, le début de la croissance des aiguilles est intervenu un mois environ après le début de la croissance des pousses, sur la fin de la période de croissance des aiguilles des premières pousses, dans le premier tiers de la période de croissance des aiguilles des deuxièmes pousses de la flèche. Cette croissance s'est terminée environ deux mois après la fin de l'allongement des pousses après avoir passé par une phase de ralentissement voire même d'arrêt sur la fin du mois d'août comme la croissance des aiguilles de la partie supérieure des pousses de la flèche. Les vitesses d'allongement élevées sont ici intervenues en fin de période de croissance.

c. Allongement des aiguilles des troisièmes pousses élémentaires intermédiaires ou terminales des pousses polycycliques (fig. 26, Niveaux supérieurs : A ; tableau XII).

Le nombre d'aiguilles de troisièmes pousses observées a varié avec les arbres comme le nombre de troisièmes pousses formées. Ont été suivies en H et M les aiguilles de la flèche et de ses ramifications propres ; en A ces dernières ont été jointes à celles des rameaux latéraux voisins.

★ La mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles de la base des pousses s'est effectuée aux environs du 20 juin chez l'arbre A, et vraisemblablement dans la première quinzaine de juillet chez l'arbre H. Au sommet des pousses, elle s'est effectuée début juillet (A : 10/7) et fin juillet (H : 30/7).

A la base des pousses, la date de mise en place des 90% de la longueur totale des aiguilles se situe une centaine de jours après la date de mise en place des 10%, fin septembre pour l'arbre A (28/9), mi-octobre pour l'arbre H (18/10). Au sommet des pousses, elle se situe début octobre (A : 3/10 ; H : 8/10).

La croissance des aiguilles de l'arbre A s'est effectuée en deux périodes distinctes centrées sur début août et fin septembre, séparées par une période de ralentissement des vitesses d'allongement centrée sur fin août. Sur l'arbre H, seule la deuxième période est de quelque importance, au sommet des pousses notamment. Une croissance relativement importante des aiguilles dans la deuxième quinzaine de septembre peut donc être notée pour les deux arbres.

Au sommet des pousses, les vitesses d'allongement ont été égales (H) ou supérieures (A) à celles de la base. Elles ont été plus importantes sur l'arbre A que sur l'arbre H.

A la base comme au sommet des pousses, les aiguilles mises en place ont été relativement courtes (tableau XII). Leur longueur s'apparente à celle des aiguilles des deuxième pousses des rameaux autres que la flèche des arbres H et M.

★ Chez l'arbre M, les croissances d'une aiguille de la flèche proprement dite et d'une ou deux aiguilles de ses ramifications propres, considérées séparément, s'apparentent à celles des aiguilles précédentes, le déroulement de la croissance de l'aiguille de la flèche proprement dite se rapprochant de celui des aiguilles de l'arbre A, celui des aiguilles de ses ramifications se rapprochant de celui de l'arbre H. Au sommet de la troisième pousse élémentaire de la flèche, le ralentissement observé fin août sur l'arbre A se trouve reporté au début du mois de septembre. Il n'est pas sensible ailleurs.

A la base et au sommet des pousses, des vitesses maximums d'allongement marquent la première quinzaine d'octobre, précédées, à la

base des pousses, par un ralentissement important (début octobre).

La longueur des aiguilles mises en place (tableau XII) rappelle celle des deux types d'aiguilles des deuxièmes pousses de la flèche de ce même arbre.

★ Quel que soit l'arbre considéré, la croissance des aiguilles des troisièmes pousses a été presque exactement contemporaine de celle des aiguilles des deuxièmes pousses, notamment de celle des aiguilles des deuxièmes pousses des rameaux autres que la flèche des arbres H et M. Elle a revêtu certains de ses aspects : phase de ralentissement fin août - début septembre, vitesses d'allongement encore élevées fin septembre - début octobre.

Elle a débuté un mois environ après le début de la croissance des pousses et s'est prolongée deux mois environ après la fin de cette croissance.

d. Allongement des aiguilles de quatrièmes pousses élémentaires terminales des flèches des arbres A et M (fig. 26, Niveaux supérieurs : B ; tableau XII).

Cette analyse repose sur les mesures d'un petit nombre d'aiguilles de la flèche et de ses ramifications propres.

★ La croissance des aiguilles a vraisemblablement débuté plus tôt en A (courant juillet ?) qu'en M (courant août ?). Les 90% de la longueur totale de ces aiguilles ont été en place vers le 28 septembre en M et le 13 octobre en A. Les vitesses d'allongement ont été plus importantes au sommet des pousses qu'à leur base. Les plus élevées se sont situées dans la période mi-septembre - mi-octobre.

Les aiguilles mises en place ont été beaucoup plus longues en A qu'en M (tableau XII). Elles s'apparentent aux aiguilles de certaines deuxièmes et troisièmes pousses déjà étudiées.

★ La croissance des aiguilles a vraisemblablement débuté un mois environ après le début de la période de croissance active des pousses. Elle s'est achevée presque deux mois après la fin de cette période en A, une dizaine de jours seulement après en M. Elle a été contemporaine de la deuxième moitié de la période de croissance des aiguilles de troisièmes et deuxièmes pousses et s'est terminée approxi-

mativement à la même époque - en deçà du 15 octobre - que celle de ces dernières.

Des vitesses d'allongement encore élevées fin septembre - début octobre marquent les aiguilles de quatrièmes pousses comme les aiguilles de certaines deuxièmes et troisièmes pousses.

e. ★ En résumé, en 1969, dans les niveaux supérieurs des arbres, la mise en place de la fraction 10-90% de la longueur totale des aiguilles des pousses du premier cycle de croissance s'effectue de début mai à fin juillet à la base des pousses, avec un retard de 15 jours environ sur ces limites au sommet. Au niveau des branches basses, la croissance des aiguilles s'effectue dans les mêmes limites. Le décalage entre base et sommet des pousses est semblable, parfois accentué au sommet par une légère reprise fin août - début septembre ; la croissance des aiguilles de la base des pousses est grossièrement contemporaine de celle du sommet des pousses des branches hautes et de la flèche.

Quel que soit le niveau de l'arbre, les optimums de croissance sont centrés sur fin juin - début juillet, ils suivent généralement la période des allongements importants des pousses.

Les aiguilles du sommet des pousses sont souvent plus longues que celles de la base (tableau XII). La période correspondant à la fraction 10-90% de la longueur des aiguilles commence 15 à 30 jours après le début de la croissance des pousses et se termine 30 à 45 jours après la fin de la croissance de ces mêmes pousses.

★ Sur la plupart des pousses de deuxième cycle des niveaux supérieurs des arbres, les 10% de la longueur totale des aiguilles sont atteints début juin à la base des pousses, 10 à 15 jours plus tard au sommet. Les maximums d'allongement sont centrés sur juillet et sont en partie contemporains des allongements importants des pousses. Un ralentissement temporaire de la croissance se situe fin août - début septembre, suivi de reprises (surtout marquées au niveau des aiguilles du sommet des pousses des flèches) au cours desquelles s'effectue la mise en place des 90% de la longueur totale.

Sur quelques pousses de deuxième cycle des branches hautes et sur l'unique pousse bicyclique des branches basses, la mise en place

des 10% de la longueur totale des aiguilles se situe début juillet, et des allongements maximums caractérisent la période mi-septembre - mi-octobre où se situent les 90% de la longueur des aiguilles.

La croissance des aiguilles de second cycle débute un mois environ après le début de la croissance des pousses quelle qu'elles soient, et elle se prolonge en général plus de deux mois au-delà de la fin de la croissance de ces pousses. Les aiguilles sont plus courtes que celles des pousses de premier cycle sauf au niveau des flèches où elles atteignent des longueurs comparables. Elles peuvent être plus longues au sommet qu'à la base des pousses.

★ La croissance des aiguilles des pousses de troisième cycle se déroule grossièrement en même temps que celle des aiguilles de second cycle des rameaux autres que la flèche et des branches basses, avec une période de ralentissement centrée sur fin août et des allongements importants centrés sur fin septembre. Cette croissance débute un mois après le début de la croissance des pousses, son terme est décalé de deux mois vis-à-vis de celui de la croissance de ces mêmes pousses. La longueur des aiguilles est de même ordre que celle des aiguilles de second cycle, à l'exception de quelques aiguilles (plus longues) des flèches. Elle est en général peu variable entre la base et le sommet des pousses.

★ Enfin, la croissance des aiguilles des pousses de quatrième cycle correspond, pour son essentiel, à la partie automnale de celle des aiguilles de troisième cycle. Elle débute vraisemblablement un mois après le début de la croissance des pousses et s'achève 10 à 45 jours après la fin de la croissance de ces dernières. Les aiguilles sont en moyenne plus courtes que celles formées au cours des deux cycles précédents, peu variables entre la base et le sommet des pousses.

2. ANNEE 1970

a. Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses polycycliques (fig. 27, Niveaux supérieurs : A et Branches basses ; tableau XII).

★ Au niveau des branches hautes et de la flèche, quel que soit l'arbre considéré, les 10% de la longueur totale des aiguilles, à la

base comme au sommet des pousses, ont été atteints dans les vingt derniers jours de mai (pour la base des pousses : 16/5 : M ; 21/5 : H ; 26/5 : A).

A la base des pousses, la mise en place des 90% (mi-et fin juillet en M et A, début août en H) est intervenue 60, 65 (M et A) ou 80 jours (H) après la mise en place des 10% . Au sommet des pousses, elle a tantôt été presque contemporaine de celle de la base (H : 19/8), tantôt décalée par rapport à elle de presque un mois (M : 9/8) ou deux (A : 18/9). Dans le cas de l'arbre A, elle se situe - au début d'une période de légère reprise des allongements - 120 jours après la date de mise en place des 10%, dans le cas des arbres M et H, 80 jours après seulement.

Pour les trois arbres, les vitesses maximums de l'allongement des aiguilles, comparables aux deux niveaux considérés des pousses, se sont localisées en juin, quel que soit le niveau (première quinzaine pour chaque arbre, mais aussi deuxième quinzaine pour le seul arbre H). Des vitesses d'allongement importantes caractérisent l'arbre A. Sur cet arbre, un ralentissement de la croissance des aiguilles début juillet a été suivi d'une légère reprise en fin de mois à la base et au sommet des pousses.

★ Au niveau des branches basses, la date de mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles n'a pas pu être déterminée avec précision. Il est vraisemblable qu'elle s'est située dans le courant de mai à la base des pousses, fin mai - début juin au sommet.

Les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été en place vers le 15 juillet pour les arbres H et M à la base et au sommet des pousses. Pour l'arbre A, ils l'ont été vers fin juillet à la base des pousses, vers mi-septembre à leur sommet, comme au niveau des branches hautes et de la flèche de cet arbre.

A la base et au sommet des pousses, les allongements les plus importants se sont situés dans les vingt derniers jours de juin. Quel que soit l'arbre, ces allongements ont été plus importants à la base des pousses qu'à leur sommet.

Au sommet des pousses de l'arbre A, un ralentissement des allongements a marqué la mi-juillet, suivi d'une légère reprise fin juillet.

★ Au niveau des branches hautes et de la flèche, les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été atteints un mois environ au moins après le début de la période de croissance active des pousses monocycliques et des premières pousses élémentaires des pousses polycycliques. Les allongements maximums, à la base des pousses notamment, ont été en partie contemporains des allongements importants et très importants des pousses ou leur ont immédiatement succédé.

Les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été atteints un à deux mois au moins après la fin de la période de croissance active des pousses monocycliques ou la fin du premier cycle de croissance des pousses polycycliques. Au sommet des pousses, on note jusqu'à trois mois de décalage avec la date de cette fin.

— Au niveau des branches basses, l'écart entre le début de la période de croissance active des pousses et le début de l'allongement des aiguilles a été probablement plus court que dans les branches hautes. Les allongements les plus importants se sont produits immédiatement après ceux des pousses. Les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été en place un peu plus d'un mois après la fin de la période de croissance active des pousses, en A plus de trois mois après.

— Les aiguilles de la base des pousses ont été généralement un peu plus longues que celles du sommet, sauf dans les niveaux supérieurs d'un arbre (A). Quel que soit le niveau de l'arbre, elles ont atteint des longueurs faibles par rapport à celles qui avaient été atteintes en 1969 sur le même type de pousses (1) (tableau XII).

b. Allongement des aiguilles des deuxièmes pousses élémentaires intermédiaires ou terminales des pousses polycycliques (fig. 27, Niveaux supérieurs : B ; tableau XII).

Il n'a pas été fait de distinction entre aiguilles de la flèche et aiguilles des autres rameaux sur les arbres A et M. Toutefois, deux types d'aiguilles de deuxièmes pousses ont été distingués sur l'arbre M en raison de leur grande différence de longueur.

(1) Elles sont en effet réduites de moitié si ce n'est plus.

Les deuxièmes pousses étant rares sur l'arbre H, aucune aiguille n'en a été suivie.

★ En A comme en M, il n'a pas été possible de définir la date de mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles.

- En A, il est vraisemblable que les premiers allongements des aiguilles se soient produits courant juillet tant à la base qu'au sommet des pousses. A la base des pousses, après avoir atteint une longueur voisine de 5 mm à la mi-août, les aiguilles sont restées stables jusqu'aux derniers jours du mois d'octobre et début novembre où elles se sont à nouveau allongées. Les 90% de leur longueur totale se situent aux environs du 12 novembre. Au sommet des pousses, les 90% ont été atteints dès fin septembre.

- En M, un premier type de deuxièmes pousses a présenté des aiguilles de longueur voisine de celle des aiguilles de premières pousses. Ces aiguilles n'ont été mesurées que fort tard, si bien qu'il est impossible de préciser les modalités de leur croissance. La date de mise en place des 10% de leur longueur totale a été probablement plus tardive que pour les aiguilles des premières pousses (début juin?). Les 90% se situent vraisemblablement début septembre pour les aiguilles de la base des pousses et assurément début octobre pour les aiguilles du sommet.

Un second type de deuxièmes pousses a donné des aiguilles inférieures ou égales à 5 mm. La mise en place des 10% de la longueur totale de ces aiguilles a vraisemblablement eu lieu début septembre. Une partie de la croissance de ces aiguilles s'est effectuée à la fin du mois d'octobre et au début du mois de novembre, les 90% de la longueur totale étant en place vers le 7 novembre à la base comme au sommet des pousses.

★ Le début de la croissance des aiguilles des deuxièmes pousses s'est probablement effectué un, deux et même trois mois après le début de la période de croissance des deuxièmes pousses élémentaires terminales et intermédiaires, et il apparaît que les 90% de la longueur totale de ces aiguilles ont été en place environ deux à trois et même quatre mois après la fin de la période de croissance des pousses.

La croissance des aiguilles du premier type de deuxièmes pousses de l'arbre M a été vraisemblablement en partie contemporaine de celle des aiguilles des premières pousses de cet arbre, mais elle s'est prolongée un mois et demi à deux mois environ au-delà de la fin de cette dernière, la croissance des aiguilles du deuxième type s'effectuant presque entièrement après.

Sur l'arbre A, les aiguilles de la base des pousses ont atteint 90% de leur longueur totale environ trois mois après les aiguilles correspondantes des premières pousses, les aiguilles du sommet une dizaine de jours après seulement.

A la base et au sommet des pousses, les aiguilles ont atteint des longueurs voisines faibles (tableau XII).

c. Allongement des aiguilles des troisièmes pousses élémentaires terminales de l'arbre M (1) (fig. 27, Niveaux supérieurs : C ; tableau XII).

★ Comme dans les cas précédents, il n'a pas été possible de déterminer la date de mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles, mais, étant donné la date des premières mesures et la longueur des aiguilles à ce moment là, il est incontestable qu'elle a été antérieure au mois de septembre.

Les 90% de la longueur totale de ces aiguilles se sont mis en place courant octobre, un peu plus tôt sur les aiguilles du sommet des pousses (13/10) que sur les aiguilles de la base (28/10). Une portion non négligeable des allongements à la base des pousses notamment (55%) s'est effectuée au cours du mois d'octobre.

★ La croissance des aiguilles de troisième pousse élémentaire a débuté vraisemblablement plus de deux mois après le début de la croissance des pousses et s'est terminée plus de trois mois après que ces pousses aient achevé leur allongement. Elle a été contemporaine de la croissance des aiguilles de deuxième pousse, notamment de celle des aiguilles du deuxième type qui a été distingué sur le même arbre M ; elle s'est achevée un peu plus tôt. Comme pour ces aiguilles, elle a été relativement importante au cours du mois d'octobre.

Les longueurs atteintes par les aiguilles sont comparables à celles des aiguilles de la plupart des deuxièmes pousses de cet arbre et de l'arbre A.

(1) Sur les trois arbres étudiés, cet arbre a seul présenté un troisième cycle de croissance.

d. ★ En résumé, en 1970, l'établissement de la fraction 10-90% de la longueur totale des aiguilles des pousses du premier cycle de croissance des niveaux supérieurs des arbres et des branches basses s'effectue entre la seconde quinzaine de mai et la première quinzaine d'août pour l'ensemble des aiguilles de la base des pousses, à partir de la même date et jusqu'à mi-septembre pour quelques aiguilles du sommet. Les allongements maximums se situent en juin et débutent au cours du dernier tiers de la période des allongements importants des pousses. Un ralentissement éventuel marque les 15 premiers jours de juillet.

La croissance des aiguilles des pousses du premier cycle débute un peu plus d'un mois, en moyenne, après le début de la croissance des pousses elles-mêmes et s'achève environ deux mois (sinon trois) après la fin de l'allongement de ces pousses. Les délais sont vraisemblablement plus courts pour les branches basses. Les aiguilles sont toutes bien plus courtes que celles des pousses de même cycle en 1969, un peu plus longues à la base des pousses qu'à leur sommet (tableau XII).

★ Sur les pousses du deuxième cycle, les 10% de la longueur totale des aiguilles se situent approximativement soit en juin ou juillet, soit fin août, les 90% début octobre (au sommet des pousses notamment) ou début novembre. Quelques allongements relativement importants marquent parfois la fin de la croissance.

La croissance des aiguilles intervient 1 à 3 mois après le début de la croissance des pousses et se poursuit 2 à 4 mois après la fin de cette dernière. Les aiguilles sont plus courtes que celles du premier cycle, sauf dans quelques cas où elles sont à peu près de même longueur. Leur longueur est quasi identique entre la base et le sommet des pousses ; elle peut être plus faible au sommet.

★ La croissance des aiguilles des pousses de troisième cycle est grossièrement contemporaine et comparable à celle des aiguilles les plus tardives du deuxième cycle. Elle débute deux mois au moins après le début de la croissance des pousses correspondantes et se termine trois mois au moins après la fin de la croissance de ces dernières. Les tailles atteintes par ces aiguilles sont faibles et voisines entre la base et le sommet des pousses.

3. ANNEE 1971

a. Allongement des aiguilles des pousses monocycliques et des aiguilles du premier cycle des pousses polycycliques (fig. 28, Niveaux supérieurs : A et Branches basses ; tableau XII).

★ Dans les niveaux supérieurs des arbres, à la base des pousses, les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place dans les vingt premiers jours de mai (A : 6/5 ; M : 11/5 ; H : 16/5). Au sommet des pousses, il en a été de même (A : 6/5 ; H et M : 16/5).

La mise en place des 90% de la longueur totale des aiguilles est intervenue dans les vingt premiers jours d'août à la base des pousses (M : 9/8 ; A et H : 14/8). Au sommet des pousses, elle s'est produite 10 (A), 20 (H), 25 (M) jours plus tard : fin août (A : 24/8) ou début septembre (H et M : 3/9).

A la base des pousses il a fallu 90 (H et M) et 100 jours (A), au sommet 110 jours invariablement pour que s'élaborent les 80% de la longueur totale des aiguilles.

A la base des pousses, d'une façon générale, les allongements les plus importants de toute la période de croissance ont eu lieu de fin mai à début juillet (fin mai : A, M ; début juin : A, H, M ; début juillet : M). Un fléchissement fin juillet suivi d'une légère reprise début août marque la croissance des aiguilles en H et M. En A, ce fléchissement s'inscrit début août. Au sommet des pousses, les allongements les plus importants, plus faibles qu'à la base, se sont produits en juin et dans la première quinzaine de juillet. En H et M, un fléchissement de la croissance sur la fin du mois de juillet et/ou au début du mois d'août a été suivi d'une reprise dans la deuxième quinzaine d'août et au début de septembre. En A, où ce fléchissement n'est pas marqué, des allongements encore importants se sont maintenus jusqu'à fin août.

★ Au niveau des branches basses, comme au niveau des branches hautes et de la flèche, les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place dans le courant du mois de mai, un peu plus tôt à la base des pousses (A et M : 6/5 ; H : 11/5) qu'à leur sommet (A : 16/5 ; H et M : 21/5).

A la base des pousses, la date de mise en place des 90% de la longueur totale des aiguilles a été précoce en A (25/7) et en H (4/8), plus tardive en M (24/8). Au sommet des pousses, moins variable d'un arbre à l'autre et retardée de 20 jours (M), 25 jours (H) et 40 jours (A) par rapport à celle des aiguilles de la base, elle s'est située fin août (H : 29/8) ou début septembre (A : 3/9 ; M : 13/9).

La mise en place des 80% de la longueur totale des aiguilles a demandé 80 (A), 85 (H) et 110 jours (M) à la base des pousses, 100 (H), 110 (A) et 115 jours (M) au sommet.

A la base des pousses, les allongements les plus importants ont eu lieu dans la première quinzaine de juin. Ils ont été plus élevés en A qu'en H et M. En A et M, un fléchissement de la croissance début juillet, suivi d'une légère reprise, mérite d'être signalé. Au-delà et dans les limites de la période étudiée, seul l'arbre M a présenté un fléchissement début août suivi d'une légère reprise. Au sommet des pousses, les allongements les plus importants ont été inférieurs (H et M) ou supérieurs (A) à ceux de la base. Ils ont eu lieu dans les vingt premiers jours de juin et encore mi-juillet sur le seul arbre M. En H et M, un ralentissement de la croissance suivi d'une reprise, plus importante en M qu'en H, a marqué le début du mois d'août.

★ Dans les branches hautes et la flèche, les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place moins d'un mois après le début de la période de croissance des pousses monocycliques et des premières pousses élémentaires des pousses polycycliques. Dans les branches basses un délai d'une quinzaine de jours peut être noté. Dans ces branches, la période de mise en place des 10% a été contemporaine de la fin de la période de croissance active des pousses.

Dans les branches hautes et la flèche comme dans les branches basses, la période des allongements les plus importants des aiguilles a succédé immédiatement à celle des pousses, mais elle a quelquefois légèrement empiété sur cette dernière.

Dans les branches hautes et la flèche, les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été en place deux mois à deux mois et demi après la fin de la croissance des pousses monocycliques et des premières pousses élémentaires intermédiaires des pousses polycycliques ; dans les branches

basses, selon le niveau de la pousse considéré, ils l'ont été plus de deux et même plus de trois mois après la fin de la période de croissance active des pousses.

- Les aiguilles formées dans les branches hautes et la flèche ont été un peu plus longues à la base des pousses qu'à leur sommet sauf sur l'arbre M (tableau XII). Dans les branches basses, la différence entre base et sommet des pousses a été beaucoup plus accentuée. Un arbre cependant (A) a présenté des aiguilles de longueur semblable dans les deux niveaux. Les aiguilles ont toutes été beaucoup plus longues que celles de 1970 et comparables à celles de 1969 (tableau XII).

b. Allongement des aiguilles des deuxièmes pousses élémentaires terminales ou intermédiaires des pousses polycycliques (fig. 28, Niveaux supérieurs : B ; tableau XII).

En 1971, au niveau des branches hautes et de la flèche, l'arbre A a formé un plus grand nombre de deuxièmes pousses élémentaires que les deux autres arbres. L'analyse qui suit porte donc sur un nombre d'aiguilles très différent entre A (une vingtaine d'aiguilles) et M et H (deux-trois aiguilles). Pour les trois arbres, les aiguilles (une ou plusieurs) de la flèche ont été réunies aux aiguilles (une ou plusieurs) des rameaux autres que la flèche.

★ Sur l'arbre A, les 10% de la longueur totale des aiguilles de deuxième pousse ont été en place fin juin (base des pousses : 25/6) et début juillet (sommet des pousses : 5/7). Sur les arbres M et H cette date ne peut être définie, mais il est vraisemblable (d'après la longueur des aiguilles aux premières mesures) qu'elle se situe dans le courant du mois de juillet.

Pour les trois arbres, les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été en place fin septembre - début octobre. A la base des pousses, la date de mise en place a varié du 18/9 (H) ou 23/9 (A) et au 8/10 (M), au sommet, elle a été identique pour les trois arbres : 23/9.

En A, il a fallu 90 jours à la base des pousses et 80 jours au sommet pour que s'élaborent 80% de la longueur totale des aiguilles.

D'une façon générale, les allongements les plus importants ont eu lieu au mois de septembre, mais les aiguilles de l'arbre M

présentent aussi des allongements de ce type fin août et, à la base des pousses seulement, début octobre. Les allongements maximums ont été plus élevés au sommet des pousses qu'à leur base.

★ Pour l'arbre A, les 10% de la longueur totale des aiguilles ont été en place plus d'un mois après le début de la période de croissance active des deuxièmes pousses élémentaires terminales et intermédiaires des pousses polycycliques. Il en a été vraisemblablement de même pour les arbres M et H. La date de mise en place des 10% tombe dans la période où s'est achevée la croissance des pousses.

Pour les trois arbres, les 90% de la longueur totale des aiguilles ont été en place plus de deux mois après la fin de la période de croissance des deuxièmes pousses élémentaires terminales et intermédiaires.

L'allongement des aiguilles a commencé environ au milieu de la période d'allongement des aiguilles de premières pousses. Il s'est poursuivi, selon l'arbre et le niveau de la pousse considéré 15 jours à deux mois après la mise en place des 90% de la longueur totale de ces aiguilles.

— Les aiguilles mises en place ont présenté des longueurs variables selon l'arbre considéré (tableau XII). Elles ont été tantôt plus longues à la base des pousses qu'au sommet (A), tantôt plus courtes (H et M). Elles ont toujours été beaucoup plus courtes que les aiguilles des premières pousses, ressemblant en cela à la plupart des aiguilles des deuxièmes et troisièmes pousses formées au cours des années précédentes.

c. Allongement des aiguilles des troisièmes pousses élémentaires terminales des pousses polycycliques (tableau XII).

Au sein de l'ensemble des pousses mesurées sur les trois arbres en 1971, seule une pousse tricyclique a été notée (arbre A). L'allongement de ses aiguilles n'a pas été suivi. Tout au plus peut-on signaler que ces dernières, peu nombreuses, avaient atteint, en novembre 1971, une longueur voisine de 5 mm.

d. ★ En résumé, en 1971, la mise en place des 10 à 90% de la longueur totale des aiguilles des pousses du premier cycle de croissance, quel que soit le niveau de l'arbre considéré, s'effectue entre début mai et fin août - début septembre. Les maximums d'allongement se situent au mois de juin et débutent sur la fin de la période des allongements importants des pousses ; des ralentissements provisoires ont lieu fin juillet - début août. La croissance se déroule de façon à peu près identique à la base et au sommet des pousses, avec un léger retard des dates de mise en place des 10% et/ou des 90% de la longueur totale au sommet.

Cette croissance débute moins d'un mois après celle des pousses elles-mêmes et s'achève deux à trois mois (trois mois pour les branches basses) après elle. Les aiguilles, généralement plus longues à la base des pousses qu'à leur sommet (surtout dans les branches basses), sont beaucoup plus longues qu'en 1970 et comparables à celles de 1969 (bien qu'en moyenne un peu plus longues) (tableau XII).

★ Sur les aiguilles des pousses de deuxième cycle, la fraction 10-90% se place entre fin juin - début juillet et fin septembre - début octobre, les allongements maximums sont en septembre.

La date de mise en place des 10% de la longueur des aiguilles se situe plus d'un mois après le début de la croissance des pousses elles-mêmes, celle des 90% un peu plus de deux mois après la fin de la croissance de ces mêmes pousses. Les aiguilles sont beaucoup plus courtes que celles du premier cycle et, dans l'ensemble, de longueur semblable entre la base et le sommet des pousses ; elles peuvent cependant être plus longues à la base.

★ Les aiguilles des pousses de troisième cycle sont très courtes comme en 1970.

4. Croissance des aiguilles au cours des trois années.

L'étude de la croissance des aiguilles montre d'abord que les aiguilles du sommet des pousses ont une croissance retardée et surtout prolongée vis-à-vis de celle des aiguilles de la base. Cependant, les longueurs des unes et des autres sont voisines.

Une diminution de longueur entre les aiguilles des pousses élémentaires successives est de règle sauf en 1969 où, sur les flèches et leurs ramifications propres, les aiguilles de deuxième pousse élémentaire égalent celles de première pousse.

Le décalage de la période de croissance des aiguilles vis-à-vis de celle des pousses qui les portent est en général plus grand et plus variable en 1970 qu'en 1969 et 1971.

Dans une même année, l'écart entre la fin de la croissance des pousses et celle des aiguilles correspondantes augmente sur les cycles successifs. Ceci est particulièrement accusé en 1970.

Sur les pousses autres que celles de premier cycle, les allongements ultimes correspondent souvent à des allongements importants qui sont précédés d'une longue période de croissance lente ou même d'un ralentissement.

D'une année à l'autre, la longueur atteinte par les aiguilles de chaque cycle varie (tableau XII) : elle est toujours la plus faible en 1970, la plus forte soit en 1969 (dans la plupart des cas), soit en 1971 (dans le cas des pousses de premier cycle).

Tout ce qui précède est valable pour les aiguilles des branches basses appartenant au plus à deux cycles, dont la longueur est cependant toujours moindre que celle des aiguilles des niveaux supérieurs.

Le déroulement de la croissance des aiguilles au cours des trois années peut être résumé de la façon suivante :

- *En 1969*, la croissance s'étale de début mai à mi-octobre avec une période d'intensité maximum variable selon les pousses (deuxième quinzaine de juin et juillet ou deuxième quinzaine de septembre et début octobre) et une période de léger ralentissement qui se situe soit fin juin ou fin juillet, soit fin août et début septembre.

- *En 1970*, la croissance s'étale de fin mai à début novembre. Une longue interruption caractérise août surtout et septembre, et une forte activité seulement juin, puis accessoirement octobre et la première quinzaine de novembre.

- En 1971, se retrouvent les bornes de la période de croissance des aiguilles de 1969 (début mai et mi-octobre), avec deux périodes d'intensité importante (fin mai à début juillet et septembre) et une pause fin juillet - début août.

IV. CROISSANCE DES AIGUILLES, CROISSANCE DES POUSSSES ET CLIMAT

Dans la recherche des impacts climatiques sur la croissance des aiguilles a toujours été considérée la croissance des pousses correspondantes.

A. Longueur des aiguilles et climat

Dans l'ensemble, les longueurs respectives des aiguilles des pousses de premier et deuxième cycles (tableau XII) (en moyenne égales à 5,8, 2,7 et 6,4 cm d'une part, 3,8, 1,2 et 2,1 cm, d'autre part, pour 1969, 1970 et 1971) varient entre les trois années étudiées, comme la somme des précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse (278, 140 et 238 mm).

Aucune donnée climatique ne permet d'élucider le fait qu'en 1971 les aiguilles des pousses du premier cycle soient légèrement plus longues que celles des pousses correspondantes en 1969 (1). Il est possible que cette différence de longueur vienne de ce que, en 1969, tout le potentiel de croissance des aiguilles des pousses de premier cycle ne s'est pas exprimé en raison de la croissance simultanée et d'importance égale des aiguilles de nombreuses pousses de deuxième cycle.

Le fait qu'en 1969 des longueurs beaucoup plus importantes qu'en 1970 et 1971 des aiguilles des pousses de troisième cycle aille

(1) L'hypothèse d'une augmentation artificielle de la longueur des aiguilles, liée aux microprélèvements dont les arbres étaient l'objet depuis plus longtemps en 1971 qu'en 1970, peut être exclue, puisque sur trois arbres témoins, le rapport de la longueur moyenne de 30 aiguilles de 1971 sur celle du même nombre d'aiguilles de 1970 est quasi identique à celui que donnent les trois arbres analysés (2,5 pour les témoins contre 2,4).

de pair avec l'existence exclusive de pousses (et donc d'aiguilles) de quatrième cycle semble devoir être attribué surtout aux caractéristiques générales du climat de 1969, elles-mêmes responsables (cf. p. 153) des particularités des pousses en cause. Ceci est confirmé par le fait que la longueur de ces aiguilles (1) dont une grande partie s'édifie au cours des périodes d'allongements maximums (cf. p. 189) n'est pas liée aux quantités de pluies tombées au cours même de ces périodes (90 mm de pluie en 1969, 105 mm en 1970 et 27 mm en 1971).

B. Déroulement de la croissance des aiguilles et climat

1. Aiguilles des pousses de premier cycle

a. Les dates de mise en place des 10% de la longueur totale des aiguilles des pousses de premier cycle (10-15 mai, en moyenne, en 1969 et 1971, fin mai en 1970) correspondent à des conditions météorologiques très variées entre les trois années, mais elles succèdent à la date des accélérations maximums de la croissance des pousses et à celle du début de leurs allongements importants avec un décalage peu variable (un peu plus de 10 jours). Il est impossible de savoir dans quelle mesure la croissance des pousses elles-mêmes et les causes climatiques influant sur cette croissance (cf. p. 155-156) sont responsables de l'accélération de la croissance des aiguilles.

b. ★ Les allongements maximums des aiguilles (fin juin et presque tout juillet en 1969, juin en 1970, derniers jours de mai, juin et début juillet en 1971) correspondent ou succèdent immédiatement à des périodes pluvieuses (fig. 16). Ils se situent au plus tôt dans la phase terminale des allongements importants des pousses : un peu avant (1970), au moment (1971) ou peu après (1969) la fin de celle-ci.

★ La fin des allongements maximums des aiguilles intervient une vingtaine de jours après le début de la sécheresse en 1969 et en 1970, mais avec un délai nettement plus long qu'au cours de ces deux années en 1971 (un mois et demi environ) comme cela se produit pour

(1) 2,8, 0,6, 0,5 cm en 1969, 1970 et 1971, les aiguilles de quatrième cycle se surajoutant en 1969 ayant en moyenne 1,5 cm.

la fin de la croissance des pousses polycycliques (cf. p. 159).

Ici aussi, la part de la liaison directe de ce phénomène avec le climat et celle de sa dépendance vis-à-vis de la croissance des pousses ne peuvent être démêlées.

Les deux ralentissements les mieux marqués au terme de ces allongements (fin juillet, début août 1969 et 1971) correspondent à des températures maximums moyennes exceptionnellement élevées (de l'ordre de 30°C).

d. La fin de l'allongement des aiguilles des pousses de premier cycle (date de la mise en place des 90% de leur longueur) se produit chaque année courant août. Seul un délai à peu près constant après la période où les plus hautes températures de l'année sont atteintes peut être noté.

2. Aiguilles des pousses des cycles d'ordre supérieur au premier

a. En 1969 et en 1971 et même pour de rares pousses en 1970, une constante semble se dégager : le démarrage de la croissance des aiguilles des pousses de deuxième cycle (date de mise en place des 10% de leur longueur) s'effectue environ un mois après le début de la croissance des pousses elles-mêmes. Cette échéance tombe à la fin de la période pluvieuse en 1969, 30 jours après celle-ci en 1971 et 10 jours après en 1970. En 1970, dans la grande majorité des observations, le démarrage a lieu fin août, avec un décalage d'environ 90 jours après le début de la croissance des pousses. C'est à la pluviométrie de la période de végétation antérieure à la sécheresse qu'il faut faire appel pour expliquer ce délai. Il y a tout lieu de penser, en effet, qu'en 1969 et en 1971 les démarrages ont tous pu satisfaire à l'échéance d'un mois grâce à la quantité des pluies tombées au cours de la période de végétation antérieure à la sécheresse (pluies tombées de mars au début de la sécheresse égales, respectivement, à 278 et 238 mm) et grâce à la répartition de ces pluies (1971 notamment) et qu'en 1970 l'échéance a été reportée, en raison de la faible quantité de pluie de cette même période. Elle correspond alors aux premières pluies rompant la sécheresse (11 mm, fin août).

Il apparaît qu'en 1969 l'importance et surtout le caractère récent des pluies a permis la croissance exceptionnelle des aiguilles de certaines pousses de deuxième cycle.

Pour les aiguilles des pousses de troisième cycle, les phénomènes précédents se retrouvent décalés de quelques jours seulement. La même explication peut en être donnée.

b. La plupart des allongements importants des aiguilles des pousses de deuxième, troisième et éventuellement quatrième cycle correspondent ou succèdent immédiatement à des pluies tardives (septembre et début octobre 1969, fin octobre - début novembre 1970, mi-septembre 1971) qui semblent jouer un rôle de révélateur pour la plus grande partie d'un potentiel de croissance qui relève des caractéristiques des pousses de l'année.

c. Les 90% de la longueur totale des aiguilles se situant au cours même des allongements importants, la fin proche de la croissance de ces aiguilles ne peut être mise en relation ni avec les pluies ni avec les températures mais apparaît bien plutôt comme le terme inéluctable de l'épuisement du potentiel ci-dessus invoqué.

C. Conclusions

La longueur, la croissance des aiguilles des pousses de premier cycle et des cycles d'ordre supérieur peuvent être mises en rapport avec un certain nombre d'événements climatiques.

★ La longueur des aiguilles des pousses de premier cycle et celle des aiguilles de certaines pousses de deuxième cycle répondent aux pluies antérieures à la sécheresse (la superposition de la croissance des deux cycles pouvant compliquer la relation). La longueur des aiguilles de la plupart des pousses de deuxième cycle, de toutes les pousses de troisième et éventuellement quatrième cycles est plus liée aux caractéristiques générales du climat annuel.

★ Chez les pousses de premier cycle, les 10% de la longueur totale des aiguilles sont acquis en conformité étroite avec la croissance des

pousses, la part de l'influence de cette dernière et celle du climat étant indiscernables.

Les allongements maximums, liés à la fin des allongements importants des pousses, sont sous la dépendance des pluies récentes ou actuelles. Ils s'arrêtent après les dernières pluies, au bout d'un temps assez fixe mais sur lequel peut influencer la forme des pluies les plus récentes.

Des ralentissements éventuels des allongements peuvent être mis en rapport avec les températures maximums estivales élevées (de l'ordre de 30°) qui préludent à l'arrêt définitif des allongements.

★ La croissance des aiguilles des pousses de deuxième cycle démarre environ un mois après celle des pousses elles-mêmes à condition que cette échéance n'intervienne pas dans des conditions de sécheresse trop affirmée, auquel cas elle se trouve reportée aux premières pluies de quelque importance. D'importantes précipitations récentes peuvent permettre à ces aiguilles une croissance comparable à celle des aiguilles de premières pousses. La croissance des aiguilles des pousses de troisième et éventuellement quatrième cycles obéit aux mêmes règles.

Les allongements importants des aiguilles des pousses des deuxième, troisième et éventuellement quatrième cycles, sur lesquels se termine la croissance, correspondent ou font suite à des pluies qui semblent jouer le rôle de révélateur d'un potentiel de croissance relevant, pour l'essentiel, des pousses de l'année.



CHAPITRE III

DENDROCLIMATOLOGIE DU PIN D'ALEP

Afin de pouvoir juger des perspectives de la dendroclimatologie, appliquée au Pin d'Alep, en région méditerranéenne française, il convient de situer le facteur "année" parmi les autres facteurs analysés et de préciser son rôle dans la mise en place du cerne. Une application des résultats à l'interprétation des variations de l'épaisseur d'une séquence de cernes d'arbres de tous âges est réalisée.

I. FORMATION DU CERNE ET FACTEURS CLIMATIQUES ANNUELS

A. La prédominance du facteur "année"

Le nombre de cellules d'un cerne, les diverses étapes de la formation de ce cerne, varient selon l'individu et, pour un même individu, selon l'orientation considérée sur le tronc, mais cette variation n'est jamais indépendante du facteur année, même lorsqu'elle est systématique et affecte de semblable façon chaque année un individu ou une orientation donnée par rapport aux autres individus ou aux autres orientations.

Chez les arbres jeunes surtout, l'existence de variations individuelles pour un aspect de la croissance donné semble être directement conditionnée par le facteur "année"; chez les arbres vieux, même lors de variations systématiques entre individus d'un caractère de la croissance donné, il est possible que ce facteur intervienne sur le classement même des individus les uns par rapport aux autres. En ce qui concerne les orientations, il n'est pas exclu, enfin, que la caractéristique de l'une d'elles à propos d'un événement donné, au cours d'une année donnée, soit encore en relation avec le facteur année.

Il n'existe pas de différence entre arbres jeunes et vieux quant au déroulement de la croissance, et quel que soit leur âge les individus répondent sensiblement de la même façon au facteur année, bien que tout au long de la circonférence du tronc la formation du cerne paraisse plus homogène chez les arbres jeunes que chez les arbres vieux.

Le facteur année domine incontestablement la mise en place du cerne quel que soit l'individu, son âge, l'orientation considérée.

Bien qu'il ne soit jamais possible de trouver une différence systématique et significative entre orientations pour un caractère ou un ensemble de caractères donné, une tendance à présenter des caractéristiques intermédiaires entre celles des orientations N et WSW est souvent observée sur l'orientation ESE, ceci suggère que l'étude du cerne pourrait ne s'effectuer que selon cette orientation. Cependant, si sur cette orientation ESE ne s'observent jamais des caractéristiques d'une croissance défavorisée par rapport aux deux autres, l'inverse s'observe assez souvent. L'étude du cerne sur une seule orientation ne saurait donc se substituer à son analyse selon la méthode classique qui en fait intervenir trois.

La mise en place du cerne et l'allongement des pousses comportent toujours des phases d'intensité accrue, de durée minimum fixe, quelle que soit l'année : le jeu des facteurs climatiques annuels se limite à déplacer ces phases, voire, pour le cerne, à les prolonger.

Les influences réciproques des diverses manifestations de la croissance sont incontestables. Il est en effet possible de trouver une liaison entre la dépression passagère de l'activité cambiale et la

fin de la période des allongements importants des pousses (1), entre le début des allongements importants des aiguilles des pousses de premier cycle et la fin de ceux des pousses correspondantes (2). Cependant, chacune de ces manifestations de la croissance est variable d'une année à l'autre. Il apparaît que les influences réciproques - qui ne pouvaient être étudiées pour elles-mêmes dans le cadre de ce travail -, si elle compliquent les relations entre les facteurs climatiques annuels et tel ou tel phénomène de croissance, ne mettent pas en cause l'intervention du facteur année.

Au terme d'une analyse dont le résultat principal a consisté à démontrer la prédominance constante du facteur année en ramenant - dans des conditions stationnelles et de peuplement aussi homogènes que possible - le rôle des principaux autres facteurs à sa juste valeur, il convient maintenant d'examiner en détail le rôle de ce facteur. Ce rôle est assez net pour permettre d'en esquisser l'histoire au cours d'une année de croissance.

B. Une année de croissance du Pin d'Alep

1. La croissance de l'arbre jeune

Chez l'arbre jeune, la réactivation du cambium se situe en mars, mais des températures minimums de février inférieures à 4°C retar-

-
- (1) Ceci rejoint d'ailleurs les observations de DEMOUNEM, POURBEIK, POURBEIK-TAMADDONI & DAVID (1971) selon lesquelles, chez le Pin maritime des landes de Gascogne, "une diminution de la vitesse des divisions mitotiques cambiales est concomitante de l'allongement maximal de la pousse terminale et de l'apparition des jeunes aiguilles". Ces auteurs relient le phénomène à "la mobilisation par la pousse terminale de l'azote protéique du liber du tronc et de l'azote soluble des tissus de la racine et du tronc" (p. 1695 et 1698).
 - (2) D'après les observations qui ont été faites, il s'avère que la croissance des cônes femelles, importante dans la deuxième quinzaine de mai et le mois de juin, est contemporaine des phases d'activité les plus intenses du cambium et des pousses. Il est remarquable que le nombre de cônes, la durée de leur croissance, leur longueur varient avec les années.

dent cette réactivation . Il n'est pas possible de savoir si celle-ci ou la réactivation du bourgeon marquent le début effectif de la végétation du jeune Pin, bien que les pousses atteignent 5% de leur longueur définitive quelques jours avant que les 5% du nombre total de cellules lignifiées soient en place.

Quoi qu'il en soit, le début des allongements des pousses est influencé par les températures minimums de mars et subit une certaine répercussion des conditions générales de croissance de l'année précédente. Les mêmes températures de mars conditionnent aussi l'accélération de l'activité cambiale mais, comme le maximum de cette accélération s'établit une dizaine de jours après la date de l'acquisition des 5% de leur longueur par les pousses, l'action directe de la croissance de ces dernières et l'action différée des températures sur la date de ce maximum ne peuvent être discernées. Cependant, c'est une action combinée des pluies précoces de la période de végétation en cours et des conditions globales de croissance de l'année précédente qui déterminent la valeur de ce maximum.

L'établissement de températures supérieures à 10°C pendant plus de 10 jours en avril détermine l'accélération maximum de l'allongement des pousses. A cette accélération maximum, qui marque le début des allongements importants des pousses et dont la date varie pendant la première quinzaine de mai, se superpose à peu près le début de l'activité cambiale importante. Lui succèdent, à 10 jours environ, l'acquisition des 10% de leur longueur totale par les aiguilles des pousses de premier cycle, et à 15 jours les allongements maximums des pousses. Les allongements maximums des pousses sont toujours immédiatement suivis d'un fléchissement marqué, bien que fugace, de l'activité cambiale.

Cependant, l'activité cambiale importante se poursuit, indépendamment des conditions climatiques, sur une période qui s'achève fin juin. Il en est de même des allongements importants des pousses qui s'achèvent début juin.

Au plus tôt vers la fin des allongements importants des pousses intervient, au terme d'une accélération que les pluies prolongent, l'allongement maximum des aiguilles de premier cycle.

L'activité cambiale importante, la croissance active des pousses polycycliques et la période des allongements maximums des aiguilles peuvent être prolongées par l'occurrence de pluies tardives (fin juin et juillet). Par contre, les allongements importants des pousses et la croissance active des pousses monocycliques s'achèvent nonobstant ces pluies.

La cessation des pluies est suivie de peu (20 jours environ) à la fois par le ralentissement maximum de l'activité cambiale, la fin de la croissance active des pousses polycycliques et celle des allongements maximums des aiguilles des pousses de premier cycle, tous phénomènes qui peuvent être substantiellement différés si les dernières pluies sont non-orageuses et régulièrement réparties sur plusieurs jours.

Commencé bien avant la fin de la croissance active des pousses, l'allongement des bourgeons terminaux se poursuit plus ou moins longtemps suivant la structure et la position de ces bourgeons sur l'arbre. En moyenne, l'allongement des bourgeons se prolonge en fonction inverse des pluies postérieures au début de l'allongement des pousses qui les portent, du moins chez les pousses polycycliques. Des températures maximums estivales particulièrement élevées peuvent entraîner une fin des allongements quasi simultanée des différents bourgeons. Sensible à ces mêmes températures, l'allongement des aiguilles des pousses de premier cycle s'achève un certain temps après des températures maximums avoisinant 30°C.

La sécheresse estivale n'interrompt pas forcément l'activité cambiale du jeune Pin, sauf si les pluies de la période de végétation antérieure à cette sécheresse ont été très réduites. La reprise de l'activité cambiale, qui se situe le plus souvent en août et septembre, exige que soit levée une inhibition liée à la sécheresse et d'autant plus profonde que les pluies antérieures à celle-ci ont été importantes. Cette inhibition est levée de façon aléatoire par un contraste d'humidité conséquent à une pluie. En tous cas, la reprise d'activité cambiale réalise une fraction de la production cellulaire de l'année qui n'est en rapport avec aucun élément du climat de celle-ci mais qui évolue au cours des années comme l'inverse de l'épaisseur du cerne de l'année précédente.

La fin de toute activité cambiale intervient en octobre et même novembre indépendamment de l'évolution des températures. Elle reflète toute l'histoire précédente du cambium. Les dernières manifestations de la végétation du Pin d'Alep se situent aussi au niveau des aiguilles des pousses des cycles ultérieurs au premier, dont l'allongement se termine en novembre. Le démarrage de ces aiguilles et leurs allongements maximums sont toujours en relation avec des pluies.

2. La croissance de l'arbre vieux

L'activité cambiale des arbres vieux, seule abordable en l'absence de données concernant les pousses et les aiguilles de ces arbres, diffère de celle des arbres jeunes sur les seuls trois points suivants : 1°) elle bénéficie des températures minimums élevées de janvier, 2°) elle bénéficie de la réserve d'eau précocement accumulée, 3°) elle ne semble pas sensible à la forme des dernières pluies précédant la sécheresse estivale.

C. Les facteurs climatiques de la croissance annuelle

Avant de faire le bilan des interventions précises des divers facteurs annuels, il faut rappeler que la croissance globale du cerne et des pousses de chaque année varie entre les années comme les valeurs des précipitations annuelles et comme les bilans hydriques annuels, sans rapport net avec les températures moyennes annuelles.

1. Les températures

Les températures, basses en février, ou au contraire et pour les arbres vieux seulement, élevées en janvier, peuvent déplacer la réactivation cambiale mais dans une marge étroite et avec des répercussions ultérieures limitées.

Les températures minimums de mars et d'avril ont des effets tout aussi limités dans le temps sur la croissance des pousses, mais

la croissance des pousses se répercute - dans la mesure où les températures n'ont pas une action directe différée - sur l'accélération de l'activité cambiale en situant, par son maximum, un ralentissement passager de cette dernière.

Les températures estivales n'interviennent par leurs valeurs les plus élevées que pour ralentir et arrêter la croissance des aiguilles des pousses de cycles ultérieurs au premier.

C'est donc l'activité cambiale qui, directement et peut-être par l'intermédiaire des pousses, manifeste la plus forte sensibilité aux variations de températures. Ces températures n'interviennent qu'en début de croissance, d'abord (du moins avec certitude) sur l'activité cambiale, puis sur celle-ci et la croissance des pousses, le début de la croissance des aiguilles, toujours plus tardif, n'étant jamais affecté par elles.

Seule la fin d'un phénomène mineur (croissance des aiguilles d'ordre élevé) - particulièrement peu important chez les arbres vieux - est liée à des températures élevées.

L'évolution des températures a été telle, sur les trois années, que les différences des moyennes sont rarement tranchées. Aucune relation entre la croissance et les températures moyennes ne s'est donc jamais clairement manifestée. Cependant, il est difficile d'exclure l'intervention de ces températures, encore qu'elle soit certainement limitée puisque la croissance, dont les débuts sont sous la dépendance de seuils de températures, se situe toujours sous des températures peu différentes.

2. Les pluies

Le fait fondamental est l'importance prééminente, pour le cerne, des pluies de la saison de végétation précédant la sécheresse. Les pluies de cette période - soit qu'il s'agisse effectivement des pluies de l'ensemble de la période, soit qu'il s'agisse des pluies de périodes plus courtes mais qui, juxtaposées, représentent pratiquement l'ensemble de celle-ci - commandent en effet, seules ou combinées à

l'action d'un facteur hérité de la croissance de l'année précédente, l'essentiel des variations du cerne, les pluies précoces agissant sur l'accélération de la production cellulaire, les pluies tardives influant sur la durée de la phase où cette production est la plus active. L'importance de ces pluies est d'ailleurs corroborée par leur action sur la croissance active des pousses polycycliques, sur la longueur des aiguilles des pousses de premier cycle et sur celle du bourgeon terminal, enfin, sur le démarrage de la croissance des autres aiguilles.

Les pluies d'été, par contre, n'ont qu'un rôle de déclancheur des reprises - encore est-il aléatoire - et de révélateur pour la croissance des aiguilles de cycle d'ordre élevé.

Les pluies d'automne et du début de l'hiver, enfin, pourtant abondantes (50% en moyenne des précipitations annuelles au cours des 50 dernières années) n'ont qu'une influence sur la longueur des aiguilles des pousses de cycle d'ordre élevé.

Il faut noter qu'au niveau du cerne, ce n'est qu'à travers la pluviométrie globale de périodes plus ou moins longues qu'est signée la forte action, d'ailleurs toujours étalée, des pluies. Par contre, des précipitations de courtes périodes ont un effet quasi immédiat et de courte durée sur les aiguilles, et sur les pousses, les pousses monocycliques surtout, l'impact des pluies est très discret.

Enfin, si les arbres vieux peuvent mieux utiliser la réserve d'eau représentée par les précipitations de janvier-février qui vient s'ajouter aux précipitations vernales, une forme favorable des dernières pluies avant la sécheresse est surtout bénéfique aux arbres jeunes.

3. Les répercussions des conditions de croissance d'une année sur l'autre

Le retentissement des conditions de croissance d'une année sur la croissance de l'année suivante mis en avant par FRITTS (1957, 1962, 1966, 1971), FRITTS, SMITH & STOKES (1965), FRITTS, BLASING, HAYDEN & KUTZBACH (1971) ne pouvait manquer d'être envisagé. Pour l'analyser,

le cerne a été préféré aux données climatiques brutes en considérant qu'il en était une répercussion, intégrant aussi, éventuellement, les effets des conditions de croissance des années antérieures. Il apparaît ainsi que, toujours associées avec un facteur météorologique de l'année en cours, les conditions de croissance de l'année antérieure retentissent d'abord (associées aux premières pluies printanières) sur la valeur des accélérations maximums de l'activité cambiale, accessoirement (associées aux températures de mars) sur la date de démarrage de la croissance active de toutes les premières pousses et (associées avec les pluies antérieures) sur la date de l'arrêt de la croissance active des pousses monocycliques.

Seuls des phénomènes précoces sont concernés et l'absence de toute relation avec la croissance des aiguilles, plus tardive, confirme cette particularité.

Ce ralentissement passe certainement par des voies multiples : le bourgeon terminal ne paraît pas être une voie privilégiée, la taille des aiguilles (celle des pousses de premier cycle en particulier et dont la longueur est précisément liée aux précipitations vernales), mais aussi les réserves accumulées sont certainement en cause, chacune très vraisemblablement avec des modalités complexes (la taille des aiguilles persistantes, par exemple, contribuant une année à la formation des réserves disponibles l'année suivante et intervenant l'année suivante dans la capacité d'assimilation sur laquelle repose directement la croissance).

Enfin, avec prudence, peut être rappelée la relation établie, sur les trois années étudiées, entre l'importance des reprises automnales dans la production cellulaire annuelle et l'inverse de l'épaisseur du cerne de l'année précédente.

D. Conclusions

L'ensemble de l'analyse de la croissance chez le Pin d'Alep a permis de faire la part du facteur individuel et du facteur orientation et a montré que la croissance annuelle des arbres se déroule de façon semblable quel que soit l'âge.

Sur ces bases, elle impose l'idée que s'il existe une certaine relation entre la pluviosité et la température moyenne annuelle d'une part et le cerne d'autre part, le facteur climatique majeur au niveau de celui-ci est la pluviométrie de la période de végétation antérieure à la sécheresse estivale, les températures n'intervenant le plus souvent que précocement et par rapport à des seuils pour avancer ou retarder des déclenchements de la croissance.

Un fort retentissement des conditions de croissance de l'année précédente, touchant surtout des phénomènes précoces, s'associe aux facteurs climatiques de l'année en cours.

Ces conclusions semblent d'abord situer les indications éventuelles de la dendroclimatologie du Pin d'Alep loin des éléments qui sont généralement retenus pour circonscrire et classer les climats méditerranéens (températures minimums du mois le plus froid, températures maximums du mois le plus chaud, précipitations annuelles, précipitations estivales, températures estivales....). Pourtant, des observations simples peuvent faire penser que ces conclusions ne placent cependant pas la dendroclimatologie du Pin d'Alep hors d'une approche valable du climat méditerranéen. C'est ainsi que, par exemple, les paramètres suggérés par les conclusions précédentes expliquent que certaines années parfaitement normales (au point de vue pluviométrique) au regard des moyennes des données météorologiques utilisées en bioclimatologie soient des années classiquement connues comme biologiquement néfastes, voire catastrophiques.

Avant de juger de la valeur de l'ensemble des résultats pour une étude dendroclimatologique, s'imposait l'évidente nécessité de l'analyse d'une séquence de cernes. Celle-ci a été tentée dans le cadre d'une analyse multifactorielle.

II. FACTEURS CLIMATIQUES DE LA CROISSANCE ANNUELLE ET DENDROCLIMATOLOGIE DU PIN D'ALEP

Au terme de l'analyse précédente et à la lumière de ses résultats, une séquence de cernes, longue de 36 ans, répétée sur 24 arbres a été étudiée.

A. Recueil des données

Les Pins utilisés proviennent de la propriété "La Béthéline" qui a fourni le matériel nécessaire à l'analyse de la formation des cernes (p. 1 à 3) ; certains d'entre eux, d'ailleurs, ont subi les séries de microprélèvements utilisés dans cette analyse.

Trois prélèvements ou "carottes" ont été effectués à la tarière de Pessler sur chacun des Pins (cf. p. 2 et 3) et traités selon des techniques inspirées de DOUGLASS (1919, 1928) (SERRE, LÜCK & PONS, 1966 ; SERRE, *ss* presse). Après séchage, chaque carotte a été collée sur réglette spéciale, polie de façon à obtenir une coupe transversale parfaitement nette de la série des cernes, interdatée (1) ensuite avec les deux autres carottes du même arbre, puis avec celles des arbres voisins (SERRE, LÜCK & PONS, 1966). Ce sont donc des cernes datés, sans équivoque possible sur leur attribution à une année donnée qui ont été analysés sur tous les arbres.

Les cernes ont été mesurés à 5μ près selon une direction perpendiculaire à leurs limites, soit en suivant une file radiale de cellules. Les épaisseurs totales des cernes et non plus le nombre radial total de cellules de chacun d'eux ont été utilisées. La forte corrélation qui unit le nombre de cellules à l'épaisseur (cf. p. 20 et LÜCK, SERRE, VIDAL & ANS, 1970) autorisait cette transposition et l'application de l'ensemble des résultats des analyses précédentes à l'interprétation des variations de cette épaisseur.

Sur les six catégories d'âge (20, 40, 60, 80, 100 et 140 ans) des arbres disponibles au départ (fig. 1 (2)), quatre catégories seulement ont été traitées. Les arbres âgés de 20 et 40 ans ont été éliminés en raison du nombre total de cernes par arbres qui devait être au

-
- (1) L'interdatation consiste à déceler des cernes repères, puis à rechercher l'éventualité d'anomalies (cernes absents ou doubles) entre ces repères. Connaissant la date de formation du cerne le plus externe, le datage des cernes s'ensuit.
 - (2) Dans la figure 1, les numéros 26, 27, 28 31, 59, 40 désignent les Pins de 60 ans, les numéros 18, 36, 37, 38, 64, 65 les Pins de 80 ans, les numéros 14, 15, 16, 19, 66, 73 les Pins de 100 ans et les numéros 1, 7, 8, 12, 76, 77 les Pins de 140 ans; les autres numéros désignent les Pins de 20 et 40 ans.

minimum analysé et en raison du fait que l'ensemble des cernes de ces arbres (arbres de 20 ans) ou la plus grande partie de ceux-ci (arbres de 40 ans) aurait appartenu à la partie de la courbe théorique de croissance définie par LÜCK, SERRE, VIDAL & ANS (1970) où l'influence de l'âge est la plus sensible. Pour la même raison, en ce qui concerne les arbres âgés de 60 ans en particulier, la séquence de cernes étudiée a dû être limitée.

L'étude a porté sur les variations de l'épaisseur des cernes de 1932 à 1967 (1) (cf. p. 3). A raison de 6 arbres par catégorie d'âge et de 3 carottes par arbre, 72 carottes étaient disponibles mais 3 d'entre elles, abîmées au cours des prélèvements ou présentant de trop grandes anomalies structurales (noeuds, en particulier) n'ont pu être prises en considération ; 69 carottes, soit au total $69 \times 36 = 2484$ données ont été traitées.

B. Méthode d'analyse

Avant de rechercher systématiquement (en utilisant une analyse en régression multiple, par exemple) des corrélations entre l'épaisseur des cernes et différentes données climatiques, il a paru bon d'analyser jusqu'où une simple description des variations de l'épaisseur des cernes au cours des années pouvait conduire dans la connaissance des conditions de la croissance. L'analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales perfectionnée (CORDIER, 1965 ; BENZECRI, 1973), méthode strictement descriptive, qui paraissait bien adaptée à cet objectif, a été utilisée.

L'analyse factorielle des correspondances, comme l'analyse en composantes principales, s'effectue sur $n \times p$ données (n représentant les sujets ou individus, p , les variables ou caractères) dont la représentation dans l'espace (2) R^p (ou R^n) est un nuage de n (ou p) points.

-
- (1) Il aurait été intéressant de pouvoir faire porter l'analyse sur une séquence comportant les années 1969, 1970 et 1971, mais cela n'a pas été possible car tous les prélèvements, terminés en 1969 auraient dû être repris en 1971, à la fin des séries de microprélèvements.
 - (2) Il s'agit d'un espace de dimensions égales à l'effectif total de l'ensemble n ou p et non un espace tridimensionnel usuel (BENZECRI, 1973).

Autour de son centre de gravité, le nuage a des direction principales d'allongement ou axes factoriels. Ces axes factoriels successifs sont orthogonaux deux à deux (BENZECRI, 1973).

L'axe d'allongement maximum du nuage est le premier axe factoriel. Si, dans les cas extrêmes, ce premier axe suffit à décrire le nuage, dans le cas général, sa détermination n'est pas suffisante et la considération des axes successifs d'allongement est nécessaire. La représentation du nuage est considérée comme valable si une forte proportion de son inertie totale (c'est-à-dire de sa variance) est exprimée par les trois premiers axes (SALMON & GREMY, 1972), chaque facteur extrayant une part (1) de cette inertie totale. Il n'y a généralement pas à mettre en doute la validité d'un premier facteur qui représente plus de la moitié de l'inertie totale.

Le premier avantage de l'analyse factorielle des correspondances sur l'analyse en composante principale réside dans le fait que, basée sur la métrique du χ^2 , elle tient compte des *profils* des sujets ou individus (et des variables ou caractères) ; elle permet ainsi de "rapprocher", par exemple, "les individus en fonction de leur profil sur les différents caractères et non pas en fonction des "notes" absolues qu'ils ont obtenues sur ces caractères" (BRUNERYE, GORENFLOT & ROUX, 1969). Le deuxième avantage de cette analyse est de permettre une identification totale entre l'espace des "sujets" et l'espace des variables. La représentation simultanée des n points sujets et des p points variables dans le plan sous tendu par deux axes orthogonaux (1 et 2 ; 1 et 3 etc..) est donc rendue possible.

Pour prendre connaissance des valeurs des facteurs, il est d'usage de considérer un diagramme plan et d'abord les nuages des ensembles n et p représentés simultanément dans le plan rapporté aux axes 1 et 2. Les points du diagramme étant bien repérés, interpréter un axe revient à "trouver ce qu'il y a d'analogue d'une part entre tout ce qui est écrit à droite de l'origine, d'autre part entre tout ce qui s'écarte à gauche et" à "exprimer l'opposition entre les deux extrêmes" (BENZECRI, 1973). Une telle expression doit rendre compte au moins de la place de tous les points qui apportent au facteur (c'est-à-

(1) Cette part correspond à un moment d'inertie (appelé aussi "valeur propre") du nuage.

dire à la part qu'il exprime de l'inertie totale du nuage), des contributions absolues importantes. L'interprétation d'un facteur s'affine par la considération de ceux qui viennent après lui en tenant compte du fait que les facteurs successifs sont non seulement différents entre eux mais deux à deux non corrélés. Pour les axes de rang élevé dont l'interprétation repose sur des éléments localisés, la considération des contributions relatives prévaut.

L'analyse factorielle des correspondances qui a été effectuée l'a été sur un tableau de fréquence annuelle de classes d'épaisseur des cernes, plusieurs essais d'analyse sur les épaisseurs brutes s'étant révélés infructueux.

Afin de minimiser l'influence parasite du facteur individuel (1) et, en même temps, celle de l'âge, l'épaisseur de chacun des cernes d'une carotte a été normalisée, c'est-à-dire rapportée à l'épaisseur de l'ensemble des cernes de la carotte considérée. Pour chacune des carottes, les épaisseurs normalisées ont été réparties en 6 classes d'épaisseur d'effectifs égaux, la classe 1 représentant les épaisseurs normalisées les plus faibles, la classe 6, les épaisseurs les plus élevées (tableau XIV). Chaque année est décrite par une distribution particulière entre les 6 classes d'épaisseur distinguées des 69 cernes disponibles (tableau XIX).

Une représentation simultanée des nuages des ensembles "*années*" et "*classes d'épaisseur*" dans les plans rapportés aux axes 1 et 2, 1 et 3 a été obtenue. L'examen même de chacun des facteurs a été fait dans ces plans, en même temps qu'a été considérée la projection de chacun des points des plans sur les axes eux-mêmes (fig. 29). Seule a été recherchée la signification des facteurs 1, 2 et 3 participant pour 62,11%, 26,59% et 7,16% à l'inertie totale du nuage de points. Le quatrième facteur, avec 2,36%, n'a pas été considéré. Dans chacun des cas, les points apportant au facteur les contributions absolues (et relatives pour le facteur 3) les plus importantes ont toujours été aussi les plus écartées sur l'axe.

(1) L'individu étant ici la carotte, c'est-à-dire la série de cernes prélevés selon une orientation bien définie sur le tronc.

C. Résultats

1. Recherche de la signification du facteur 1 (fig. 29, tableaux XV à XVIII)

Sur l'axe factoriel 1 qui explique la plus grande part de la variance totale (62,11%) les classes d'épaisseur sont rangées par ordre croissant (fig. 29), la classe 3 étant proche du centre de gravité. Les années se distribuent dans un ordre apparemment aléatoire. Ces deux particularités imposent l'idée que le facteur 1 relève du climat annuel.

L'interprétation de l'axe 1 consiste à trouver ce qu'il y a d'analogie, d'une part entre les années 1956, 1957, 1945, 1965, 1946, 1953, 1958, 1967, 1950 regroupées autour des classes 1 et 2, à gauche de l'origine, et, d'autre part, les années 1936, 1938, 1940, 1941, 1932, 1939, 1937, regroupées autour de la classe 6, à droite de l'origine, toutes années et classes dont la contribution absolue est importante (tableau XV). Les principales caractéristiques du climat annuel ont été envisagées successivement ou en association pour y parvenir.

Au premier abord, les précipitations annuelles des années du groupe de droite apparaissent égales ou supérieures à la moyenne des précipitations sur les 36 années (622 mm) (tableau XVI), celles des années du groupe de gauche apparaissent variables, inférieures, parfois très inférieures (1945, 1967), mais aussi voisines de la moyenne et même supérieures à elle (1957) ; sur ce point il n'y a pas d'opposition nette entre les extrêmes. Du point de vue de la température annuelle, la même analyse conduit aux mêmes observations : le groupe de droite correspond à des températures moyennes pour la plupart inférieures à la moyenne des 36 années (14,7°C), celui de gauche à des températures pour la plupart supérieures à cette moyenne, mais les exceptions sont nombreuses et l'opposition entre les extrêmes n'est pas nette. La température moyenne annuelle exceptionnellement basse de l'année 1956 (13,5°C) - qui est à l'extrême du groupe des années de gauche - pouvant être presque exclusivement imputée aux froids exceptionnels de février (tableau XVII), justifie que 1956 soit exclue, mais ceci fait, la température moyenne annuelle des autres années ne

satisfait pas encore aux exigences d'une interprétation correcte du facteur 1 (1). Les rapports entre les deux caractéristiques climatiques précédentes qui constituent des expressions de l'hygrométrie moyenne annuelle ne fournissent pas une meilleure interprétation de ce facteur.

Si l'on se réfère aux données correspondant aux facteurs climatiques mis en avant par l'analyse de la croissance, les pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse - que l'on peut prendre égales aux pluies de mars à juillet - viennent au premier rang. Malheureusement, elles ne fournissent pas, à elles seules, une meilleure interprétation du facteur 1 que les pluies ou les températures moyennes annuelles.

L'analyse de la croissance suggère aussi l'existence d'une action combinée des pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse et de l'ensemble des conditions de croissance de l'année précédente. Le recours à cette combinaison pour interpréter le facteur 1 paraît une bonne voie d'approche, mais la difficulté consiste à trouver une expression de "l'ensemble des conditions de croissance de l'année précédente". La solution la plus adéquate, en l'absence d'une connaissance logique du rôle des divers facteurs climatiques annuels sur la croissance, consiste à adopter l'épaisseur même du cerne formé au cours de cette année; l'expérience dendroclimatologique valide cette démarche. Il s'agit alors d'exprimer les valeurs de la pluviométrie et de l'épaisseur du cerne en termes comparables. Pour ce faire, l'épaisseur du cerne de chaque année est rapportée à la moyenne des $69 \times 36 = 2484$ épaisseurs de cernes de la séquence analysée et la pluviométrie de la période de végétation antérieure à la sécheresse, rapportée à la moyenne de la pluviométrie correspondante des 36 années.

Les valeurs de la combinaison par addition ou par multiplication des deux expressions obtenues sont faibles pour les années qui sont situées à gauche sur l'axe 1 (1,132 à 1,842 ou 0,224 à 0,870), fortes (2,373 à 3,292 ou 1,187 à 2,612) pour les années qui sont situées à droite. Cependant, l'analogie entre tout ce qui s'écarte à gauche n'est pas parfaite ; d'une part 1956 a, dans tous les cas, des valeurs élevées,

(1) Il en est de même si cette année 1956 est exclue au niveau de la recherche de l'interprétation du facteur 1 au moyen des précipitations annuelles.

d'autre part, dans l'hypothèse d'une combinaison par multiplication, 1953 et 1965 rompent l'homogénéité des autres valeurs faibles; dans l'hypothèse d'une combinaison par addition, c'est le cas pour 1953, 1965 et 1957. La combinaison par multiplication donne des valeurs très voisines (0,224 et 0,228) pour les années 1957 et 1945 dont les contributions absolues sont les plus élevées (tableau XV), tandis que la combinaison additive leur confère des valeurs franchement différentes (1,842 et 1,294). Pour ces raisons, et avant même de savoir si cette interprétation satisfait aux exigences de la méthode, une action *multipliatrice* et non pas additive des pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse et de l'ensemble des conditions de croissance de l'année précédente est seule considérée. Cependant, même dans le cas de cette hypothèse, la plus favorable, les années 1956, 1965 et 1953 font encore obstacle à une interprétation parfaitement satisfaisante du facteur 1.

Le cas de 1956 peut être facilement réglé si les températures minimums de février, très exceptionnellement basses (-4°C) (tableau XVII) et ayant un effet parfaitement repérable sur le plan anatomique (MONANGE, 1961 ; SERRE, LÜCK & PONS, 1964 ; GLERUM & FARRAR, 1966), sont considérées.

En ce qui concerne 1965 et 1953, le rôle des températures de février mis en évidence dans l'analyse de la croissance (p. 95), peut être utilement rappelé. La réactivation cambiale se produisant environ un mois après l'établissement de températures minimums moyennes supérieures à 4°C , en première approximation, il semble que les pluies de mars peuvent être exclues de la somme des pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse lorsque la température moyenne de février est inférieure à cette valeur. Les températures moyennes de février étant donc considérées et les corrections de la pluviométrie effectuées, le produit des expressions de la pluviométrie de la période antérieure à la sécheresse et des conditions climatiques de l'année précédente se trouve modifié, dans l'ensemble des 16 années retenues, pour 1965 et 1953, mais aussi pour 1938, 1932 et 1939. Pour les trois années (1938, 1932 et 1939) qui font partie du groupe situé à droite de l'origine sur le premier axe factoriel, ces modifications n'entament pas l'homogénéité

du produit des deux expressions sur l'ensemble des années du groupe. Pour les deux années qui font partie du groupe de gauche (1965, 1953), le produit est sensiblement réduit pour 1965, mais il est à peine amélioré pour 1953 (1).

L'interprétation du facteur 1 n'achoppe donc plus que par la valeur anormalement élevée du produit pour 1953. L'examen de la distribution des pluies au cours de la période de végétation antérieure à la sécheresse permet d'écarter cette difficulté. D'après l'analyse de la mise en place du cerne, il est apparu (p. 202) qu'il y avait lieu de distinguer, parmi les précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse, les pluies du début de cette période (approximativement mars, avril et début mai) en relation avec la valeur de l'accélération maximum de l'activité du cambium et celles de la fin de la période de végétation (fin mai, juin, juillet) responsables de la prolongation de la partie variable de la phase d'activité cambiale importante. Au cours des 36 années, les précipitations de la première période ont été en général bien supérieures à celles de la deuxième. Or il s'avère que, parmi les cinq années qui ne répondent pas aux normes des autres, 1953 et 1965 sont les seules qui présentent à la fois les pluies de la deuxième période proportionnellement plus importantes que celles de la première et les pluies de la première période les plus basses. L'apparente anomalie de 1953 et même de 1965 traduit donc simplement le fait que l'efficacité de la somme des précipitations à prendre en compte dans le facteur 1 est moindre lorsque n'est pas respectée une diminution dans le temps de ces précipitations.

Il s'avère donc que le facteur 1 est parfaitement interprété comme le produit des précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse et de l'ensemble des conditions de croissance de l'année précédente, à condition que soient prises en compte, la date de l'établissement de températures minimums moyennes égales à 4°C et la répartition des pluies au cours de la période de végétation antérieure

(1) La même correction effectuée pour 1956 améliore sensiblement le produit, mais cette correction insuffisante ne met pas en question celle que suggèrent les températures minimums nettement inférieures à 0°C de février.

à la sécheresse. Eventuellement, ce facteur peut intégrer l'impact, repérable anatomiquement, de températures minimums moyennes de février nettement inférieures à 0°C. Le premier facteur mis en évidence par l'analyse factorielle des correspondances est donc bien "d'intérêt général" (BENZECRI, 1973).

L'interprétation du facteur 1 est corroborée par le fait que les années intermédiaires entre les groupes de celles qui ont une contribution absolue importante correspondent à des valeurs intermédiaires du produit proposé. Il est à noter que le produit des expressions des précipitations annuelles et des conditions de croissance de l'année antérieure, ou de l'expression de ces dernières avec le rapport des précipitations annuelles aux températures moyennes annuelles, ne fournit pas une interprétation du facteur 1 de loin aussi satisfaisante. De même, l'interprétation proposée n'est pas sensiblement améliorée par l'adjonction des précipitations de janvier-février aux valeurs retenues pour exprimer le facteur 1. Bien qu'elles soient en général plus importantes pour le groupe de droite que pour le groupe de gauche, elles n'améliorent pas l'homogénéité des différents produits ni n'accusent sensiblement l'opposition des extrêmes.

2. Recherche de la signification du facteur 2 (fig. 29 et 30, tableaux XIV et XV).

Sur l'axe factoriel 2 qui explique 26,59% de la variance, les classes d'épaisseur sont rangées de gauche à droite dans l'ordre 1 et 6, 5, 4, 2 et 3. Cette distribution des variables, très différente de celle observée sur l'axe factoriel 1, se caractérise par le rapprochement d'un côté de l'axe des deux classes extrêmes.

Les années regroupées autour des classes 6 et 1 sont, par ordre de contribution absolue décroissante (tableau XV) 1956, 1957, 1936, 1945, 1938, les années regroupées à l'opposé autour des classes 2 et 3 sont, dans le même ordre, 1955, 1949, 1954, 1966, 1950.

La seule analogie présentée par les années du groupe de gauche réside dans une distribution dissymétrique des fréquences des classes d'épaisseur excluant au moins deux classes extrêmes consécutives ;

plus des trois-quart des cernes sont, dans tous les cas, répartis dans une ou deux classes, celles-ci pouvant être indifféremment les classes 6 et 5 ou 1 et 2 (fig. 30, tableau XIV).

Les années du groupe de droite présentent en commun la caractéristique d'avoir une distribution presque symétrique des fréquences étalée sur toutes les classes et culminant sur la classe 3 voire 2 (fig. 30, tableau XIV).

Aux deux extrêmes s'opposent, une année (1956) où, l'élément climatique dominant étant le froid exceptionnel de février, les cernes sont *tous* très minces, et une année (1955) où, les pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse et le facteur "année antérieure" étant proches de la moyenne, les cernes sont d'épaisseur variable et se distribuent dans *toutes les classes*. Les années proches de chacune des années extrêmes présentent, comme elles, des caractéristiques, soit dominantes (groupe de gauche), soit moyennes (groupe de droite).

Il semble, d'après cette distribution, que l'action directe ou différée d'agents extérieurs *très* défavorables (1956, 1957, 1945) ou *très* favorables (1936, 1938) uniformise les réactions propres à chaque individu, alors que des agents extérieurs beaucoup moins contraignants permettent à ces réactions de se manifester pleinement. Le facteur 2 semble donc être l'ensemble des réactions propres à chaque individu.

Grâce à ce facteur se trouve confirmée, à posteriori, la conclusion qui s'est imposée lors de l'étude de la croissance, selon laquelle les facteurs "arbre" et "orientation" (dont il traduit en quelque sorte la combinaison) sont largement dominés par le facteur "année".

Il n'est pas sans intérêt de noter que le jeu maximum du facteur 2 n'a pas lieu dans des conditions moyennes mais dans des conditions légèrement défavorables par rapport à celles-ci, comme en témoignent l'opposition aux classes 1 et 6 des classes 2 et 3 et le fait que ce sont les cernes de la classe 4 qui présentent l'épaisseur la plus proche de la moyenne de l'ensemble des cernes analysés (tableau XVIII).

3. Recherche de la signification du facteur 3 (fig. 29)

Sur l'axe factoriel 3, qui participe seulement pour 7,16% à l'inertie totale du nuage de points, la classe 4 (à droite de l'origine) d'une part, et les classes 2 et 6 (à gauche) d'autre part, s'opposent. Les années 1962, 1943, 1952, 1942, 1944, écartées à droite, présentent les contributions relatives les plus importantes ; les années 1950 et 1967, écartées à gauche, ont des contributions relatives faibles.

Il s'avère que les cernes des années du groupe de droite présentent les épaisseurs les plus proches de la moyenne de tous les cernes considérés et que cette particularité va de pair avec des valeurs, pour les pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse et pour le facteur "année antérieure", qui fluctuent depuis des valeurs légèrement inférieures à la moyenne sur les 36 ans à des valeurs qui s'en écartent un peu plus. La signification de cette particularité n'a pas pu être décelée.

D. Conclusion

L'analyse factorielle des correspondances confirme la primauté du facteur "année" sur les facteurs "arbre" et "orientation", primauté qui transparaissait dans toute l'analyse de la croissance. Elle met en évidence un facteur annuel dont l'interprétation, de portée générale, a pu être menée à bien grâce aux indications contenues dans les conclusions de l'analyse de la croissance au cours d'une année (prééminence des précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse, répartition des pluies au sein de cette période, combinaison de ces dernières avec un écho des conditions climatiques de l'année précédente, rôle de l'établissement des températures minimums supérieures à 4°C. Elle permet de préciser que la combinaison de l'écho des conditions de croissance de l'année antérieure et des pluies de la période de végétation antérieure à la sécheresse est multiplicative. Elle révèle une action considérable des températures minimums exceptionnelles de février, nettement inférieures à 0°C, mais les précipitations de janvier-février, l'évolution des températures de mars et avril,

les températures estivales moyennes et maximales moyennes et les précipitations automnales (tous facteurs qui avaient une incidence parfois mineure dans le déroulement de la croissance) demeurent inutilisées alors que 88% de l'inertie totale du nuage des points considérés sont expliqués.



D I S C U S S I O N

Dans ce mémoire sont présentés, avec un souci de recherche des corrélations avec le climat annuel, le déroulement de la mise en place des cernes du Pin d'Alep au cours de l'année, ses variations entre individus et orientations (chapitre I), les déroulement de la mise en place des pousses et des aiguilles et leurs corrélations mutuelles (chapitre II). L'ensemble des observations, résumé dans la première partie du chapitre III, éclaire l'étude dendroclimatologique d'une séquence de ces cernes.

Quelques remarques peuvent élargir le champ des indications obtenues.

1. L'étude de la croissance, confirmée par l'analyse multifactorielle de l'épaisseur des cernes d'une séquence d'années, montre que le facteur climatique annuel majeur est constitué par les pluies d'une période qui débute environ un mois après l'établissement de températures minimums moyennes de février supérieures à 4°C et s'achève avec la sécheresse estivale.

Dans leur recherche des éléments fondamentaux du bioclimat méditerranéen, écologistes et bioclimatologues (EMBERGER, 1955 ; BAGNOULS & GAUSSEN, 1957 ; GIACCOBE, 1964), ne pouvant prendre en considération les événements climatiques de toute la période de végétation active, parce que celle-ci n'est pas partout uniforme (GIACCOBE, 1964), recourent à des données globales (pluies et températures moyennes annuelles) et/ou fragmentaires (pluies de l'été, pluies de chaque mois,

températures du mois le plus froid, températures du mois le plus chaud de l'année). L'étude de la formation du cerne du Pin d'Alep met l'accent sur des données de la période même de végétation. Est-ce à dire que la dendroclimatologie de ce Pin permettra, à elle seule, la reconstitution des variations biologiquement importantes du climat dans cette région ?

On peut d'abord se demander quelle est la valeur relative du facteur climatique principal pour la formation du cerne vis-à-vis des précipitations annuelles.

On remarque tout d'abord que les précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse paraissent plus importantes pour le cerne que les précipitations annuelles - auxquelles ce cerne n'est pourtant pas indifférent - parce que les pluies d'automne ne jouent en général qu'un rôle fort modeste dans la croissance du Pin d'Alep. Comme cela a été remarqué par BENEVENT (1926) "c'est l'automne qui influe le plus sur les totaux annuels des pluies" et qui suffit parfois à transformer en une année normale une année qui menaçait d'être très sèche ou en une année très humide une année à peu près normale. BENEVENT cite le cas de l'année 1896 qui, "malgré des précipitations partout supérieures à la moyenne fut pourtant une des plus néfastes à la vie de la Basse-Provence et des montagnes méridionales" par l'extrême sécheresse des six premiers mois de l'année (*ibid.* p. 347). Pourraient être citées aussi dans les 50 dernières années, les années 1934, 1943, 1959, 1961, 1970, pour lesquelles la somme des précipitations annuelles élevée du fait de précipitations d'automne demesurées n'a vraisemblablement pas représenté le potentiel hydrique biologiquement disponible.

Comme, d'une part, les précipitations auxquelles le Pin d'Alep est sensible représentent l'essentiel des précipitations autres que celles de l'automne et que, d'autre part, il ne peut exister de différence fondamentale entre le Pin d'Alep et les végétaux qui l'accompagnent habituellement, quant à leur réaction au milieu, il peut être affirmé que les précipitations de la période de végétation antérieure à la sécheresse constituent une appréciation des précipitations en région méditerranéenne, écologiquement au

moins aussi valable que la somme brute des précipitations annuelles. Cependant ces indications étant recueillies sur l'"indicateur" biologique que constitue le cycle annuel d'une espèce, il semble qu'il faille limiter leur portée au domaine *naturel* de cette espèce. Dans le cas présent, cette limitation n'est pas une gêne à l'échelon local, puisque le Pin d'Alep couvre actuellement une gamme des étages bioclimatiques méditerranéens (depuis le semi-aride jusqu'à l'étage humide inclu) qui déborde la gamme des climats qui se sont succédés dans la région depuis au moins 5000 ans (TRIAT,ss presse) (1).

Avec les précipitations, le rapport entre les températures mises en évidence par l'analyse de la croissance et les températures couramment considérées en bioclimatologie n'est pas immédiat. Toutefois, lorsque les températures minimums atteignent tardivement 4°C au mois de février - retard que répercute la croissance du cerne - on observe que ce mois est effectivement le mois le plus froid de l'année. Or, il s'agit là de l'une des données thermiques pragmatiques utilisées par EMBERGER, 1955 et LE HOUEROU, 1959, pour distinguer les variantes des bioclimats méditerranéens.

Il apparaît que les précipitations antérieures à la sécheresse estivale sont un élément aussi déterminant dans la réaction de la plante vis-à-vis du déficit en eau de cette période que les températures élevées de cette même période, toujours considérées dans les estimations théoriques qui en sont faites.

Au total, la dendroclimatologie du Pin d'Alep paraît bien susceptible de permettre la reconstitution des pulsations d'un élément du climat méditerranéen au cours du temps.

La validité de cet élément jointe au fait que la prépondérance relative des pluies d'automne s'accuse en région méditerranéenne

-
- (1) L'analyse pollinique de la tourbière de Fos (Bouches-du-Rhône, France) montre que depuis 5500 ans au moins les formations végétales qui ont prévalu dans la région, les plus éloignées de celles qui dominent actuellement, sont d'une part un groupement à *Pistacia lentiscus* L., *Phillyrea angustifolia* L. et *Juniperus phoenicea* L., d'autre part une chênaie d'Yeuses mêlées de *Quercus pubescens* Willd. Tout au long du diagramme, le Pin d'Alep est présent.

française du nord au sud (BENEVENT, 1926) suggèrent l'idée qu'une définition des bioclimats gagnerait beaucoup à être reprise dans cette région, en minimisant les données brutes concernant les pluies d'automne.

2. L'analyse factorielle des correspondances d'une séquence de cernes souligne qu'une température minimum moyenne de février nettement inférieure à 0°C, qui entraîne des perturbations anatomiques du cerne, réduit fortement la capacité de production cellulaire du cambium telle qu'elle devrait résulter du jeu des autres facteurs.

Grâce aux cernes repères mis en place, la reconnaissance de l'effet parasite qu'introduit un évènement exceptionnel vis-à-vis du jeu normal des facteurs habituels est assurée.

Il faut noter que dans cette sensibilité aux froids de l'hiver, réside vraisemblablement, en grande partie au moins, la cause de la limitation altitudinale et latitudinale de l'aire bioclimatique et géographique du Pin d'Alep.

3. L'interprétation du facteur le plus important dégagé au cours de l'analyse multidimensionnelle des cernes conduit à accorder au cerne de l'année précédente un effet multiplicateur du principal facteur climatique annuel.

Une action aussi déterminante du cerne de l'année précédente peut paraître exagérée, mais elle est en parfait accord avec ce que révèlent les travaux effectués dans des régions tempérées et dans une perspective comparable (FRITTS, 1971 ; FRITTS, SMITH & STOKES, 1965). Dans les reconstitutions paléoclimatiques, elle impliquera une vigilance particulière à l'égard des courtes séquences de cernes dont la signification risquera toujours d'être déformée.

L'épaisseur du cerne de l'année précédente n'a été utilisée que comme une expression de l'ensemble des conditions de croissance qui ont prévalu au cours de cette année, mais il faut souligner qu'elle comprend aussi celles des années antérieures si l'on considère l'enchaînement des croissances successives sur le même modèle. Ceci suggère que,

par delà une influence du passé à courte échéance dont la taille des feuilles persistantes, la quantité de réserves, les bourgeons sont les supports matériels, existe à tout moment chez l'arbre une marque du passé plus lointain.

4. Des corrélations de croissance se manifestent entre les différentes parties de l'arbre.

Ces corrélations interdisent souvent de démêler, dans le jeu d'éléments climatiques annuels, les effets directs à retardement des effets médiatisés. Elles constituent donc une limitation naturelle aux possibilités de préciser, quels que soient les moyens mis en oeuvre, le rôle *détaillé* des facteurs du milieu et, à la limite, l'intervention propre des éléments mésologiques, ontogéniques et génétiques.

Un exemple de corrélation complexe peut être trouvé dans la recherche des causes de la diminution généralement constatée de l'épaisseur des cernes avec l'âge croissant des arbres. Cette diminution peut être mise en relation avec l'évolution de la géométrie même du tronc au cours du temps (LUCK, SERRE, VIDAL, ANS, 1970). Elle tient en partie aussi, chez le Pin d'Alep, à la perte d'un certain potentiel métabolique représenté par les aiguilles des pousses de cycle d'ordre élevé, dont la croissance est seule à profiter des précipitations d'automne et qui tendent à décroître, compte tenu des variations annuelles, au fur et à mesure que l'arbre vieillit, en raison de la diminution du nombre des pousses de cycle d'ordre élevé, due à une modification progressive de l'architecture de l'arbre.

5. Bien que largement dominé par les facteurs climatiques annuels, l'ensemble des réactions propres à chaque individu, ou au complexe individu-orientation, prend une part relativement importante dans les variations de l'épaisseur des cernes.

Il est d'abord utile de souligner que, dans l'analyse des correspondances effectuée sur les cernes, la part prise par cet ensemble ne se révèle que s'il est tenu compte de la contrainte du facteur annuel. Ceci rappelle la dépendance vis-à-vis du facteur année des

réactions individuelles et des réactions suivant l'orientation, dépendance mise en évidence au cours de l'analyse de la croissance.

Il apparaît que, dans les conditions moyennes, ou proches de la moyenne, l'intervention du facteur individuel risque d'être maximum. Ceci justifie parfaitement que dans le cas du Pin d'Alep et sous un climat bien différent des climats très contrastés sous lesquels la dendroclimatologie a vu le jour, le principe qui consiste à s'appuyer essentiellement sur les cernes très épais ou sur les cernes très minces soit respecté.

A priori, cette manière de faire pourrait paraître inadaptée à un climat relativement tempéré sous lequel des cernes d'épaisseur nuancée sembleraient devoir exprimer l'essentiel de la fluctuation climatique. Il s'avère au contraire que le principe de base de la dendroclimatologie peut être appliqué.

Il y a tout lieu de penser que l'effet des facteurs écologiques obéit aux mêmes contraintes, et ceci autorise une simplification de la démarche dendroclimatologique globale au moins à l'échelon régional.

En effet, eu égard à la variété et aux intrications des milieux sur lesquels croît, dans la région, le Pin d'Alep (calcaire, calcaire marneux, marnes, argiles et même substrats siliceux, expositions et altitudes diverses), l'établissement d'une séquence de quelque longueur sur un matériel dont l'homogénéité du milieu d'origine sera assurée paraît peu probable. Dans la mesure où les indications présentées ici donnent essentiellement le pas aux cernes d'épaisseur très contrastée, il apparaît que, même si la très longue étude nécessaire pour préciser le jeu du facteur annuel en fonction des facteurs écologiques parvient à des résultats significatifs, ceux-ci concerneront des cernes d'épaisseur comprise dans une marge qui, dès à présent, apparaît bien comme d'utilisation aléatoire.

Il résulte de tout ceci que la dendroclimatologie du Pin d'Alep peut être abordée, dès à présent, dans la région méditerranéenne française.

6. Durant la période dont les pluies sont déterminantes, les pluies précoces ont une action sur l'accélération de l'activité cambiale, les pluies tardives sur la durée d'une activité cambiale soutenue.

On peut donc prévoir que, lorsque la sécheresse ou une carence nette de pluie est observée dans des circonstances assez précises, la croissance du Pin d'Alep est fortement compromise pour l'année. Cette prédiction peut être faite soit lorsque, un mois après l'établissement de températures minimums moyennes égales à 4°C, les pluies font défaut pendant quinze jours, soit lorsque la sécheresse régne depuis quinze jours après des précipitations situées vers le 15 mai.

Quelques observations, qui demanderaient à être confirmées et précisées semblent montrer que, dans ces circonstances, des précipitations de l'ordre de 20 mm suffisent pour permettre une augmentation de l'accélération de l'activité cambiale dans le premier cas, ou une prolongation de l'activité cambiale importante dans le deuxième, chacun de ces effets pouvant représenter une proportion importante (de l'ordre de 25% de l'épaisseur du cerne).

Cet ensemble d'indications suggère (sans aucune évaluation des moyens économiques et techniques que cela impliquerait) la possibilité d'une politique d'intervention sur la croissance du Pin d'Alep par des arrosages ponctuels relativement modestes.

Malgré le caractère limité de cette contribution, il apparaît en définitive que sans pouvoir prétendre à la reconstitution précise des variations d'un grand nombre d'éléments climatiques annuels, la dendroclimatologie du Pin d'Alep peut fournir des indications sur l'histoire des vicissitudes d'un facteur climatique assez précis dont l'influence biologique est indubitable au moins dans une marge bioclimatique qui excède certainement les variations que le climat régional a connu depuis cinq millénaires.



R E S U M E

Le présent travail concerne le développement de la dendroclimatologie en région méditerranéenne. Dans cette région, comme dans toutes les régions où ne se manifeste pas un facteur climatique limitant, le problème consiste à isoler les éléments du climat annuel qui sont assez importants et assez constants dans le réseau d'influences complexes qui conditionnent l'épaisseur du cerne pour permettre une reconstitution climatique, biologiquement significative, à partir de séquences de cernes anciens.

La méthode choisie est basée sur l'étude de la biologie de la croissance au cours de l'année. Par l'observation du déroulement de la croissance et la comparaison de ce déroulement avec celui de l'année climatique, une première définition de la nature, de la forme et de la hiérarchie des facteurs influant sur le cerne a été tentée. Les résultats ont été utilisés dans l'interprétation d'une analyse multifactorielle effectuée sur une séquence de cernes.

L'espèce choisie est le Pin d'Alep, très répandu dans les régions méditerranéennes calcaires, indigène en France où l'on en connaît des restes anciens. Son étude a été menée aux environs de Marseille (France) dans un peuplement homogène, dans un milieu aussi homogène que possible afin que soit réduit au mieux le jeu des facteurs écologiques.

Le travail fondamental a consisté à réaliser pendant trois ans (1969, 1970, 1971), tous les quinze jours, des microprélèvements de la zone cambiale et du bois sous-jacent dans le tronc d'arbres jeunes et vieux. Sur les arbres jeunes, neuf au total, les prélèvements ont été effectués sur une seule direction au moyen d'une sonde spécialement adaptée, sur les arbres vieux selon trois directions à 120° l'une de l'autre. Avec l'édification du cerne, la croissance des pousses et des aiguilles des arbres jeunes a été suivie grâce à des mensurations effectuées au moment même des prélèvements.

Pour chacun des phénomènes analysés (mise en place des cernes, des pousses et des aiguilles) et pour chaque année, des diagrammes rendant compte du calendrier de la croissance ont été construits à partir de courbes lissées.

Au niveau des cernes, la grande variété de comportement des arbres et l'importance du facteur "orientation" sont mises en évidence. Cependant, une analyse détaillée permet d'établir la prééminence du facteur "année" et de montrer que des manifestations de ce facteur peuvent être repérées dans la marge des réactions individuelles aussi bien que dans les modalités de la croissance selon l'orientation.

La prééminence du facteur "année" se retrouve au niveau des pousses où se manifeste de plus une différence marquée entre pousses polycycliques, dont la croissance obéit à des modalités variables d'une année à l'autre, et pousses monocycliques, entre pousses des niveaux supérieurs des arbres et branches basses.

Chez les aiguilles ces dualités se confirment, mais avec des décalages vis-à-vis de la croissance des pousses. Ces décalages, au-delà de valeurs minimums, sont sous la dépendance du climat annuel.

Par ailleurs, sur la base de l'étude de l'activité cambiale, est mis en évidence le fait que les arbres vieux diffèrent des arbres jeunes par une sorte d'inertie dont l'importance est d'ailleurs soumise elle aussi au facteur "année". Au niveau cambial comme au niveau des pousses, une phase de croissance particulièrement active est observée indépendamment du climat. Enfin, une corrélation entre la croissance maximum des pousses et un ralentissement cambial est démontrée.

De la comparaison des calendriers de la mise en place du cerne, des pousses et des aiguilles d'une part, du déroulement de l'année climatique d'autre part, il apparaît 1°) que si la réactivation du cambium se situe toujours en mars, elle peut être retardée par des températures minimums moyennes inférieures à +4°C et, inversement, avancée par des températures minimums de janvier élevées, 2°) que les températures de mars peuvent influencer sur la croissance des pousses et à plus longue échéance sur l'accélération de la mise en place des cellules et 3°) que l'établissement de températures supérieures à 10°C en avril commande la croissance importante de ces dernières.

Les précipitations précoces du printemps et les conditions générales de croissance de l'année précédente déterminent l'importance de l'accélération de l'activité cambiale et commandent, en partie, le début de la croissance active des pousses, tandis que le reste des précipitations précédant la sécheresse estivale plus ou moins précoce peut entraîner une prolongation de l'activité cambiale importante. Les pluies de janvier-février constituent une réserve en eau que ne peuvent utiliser que les arbres vieux, les arbres jeunes pouvant mieux profiter d'une distribution favorable des dernières pluies précédant la sécheresse estivale.

La sécheresse estivale est bien la cause directe du ralentissement ou de l'arrêt de l'activité cambiale et de la croissance des pousses. Cependant, au niveau de l'activité cambiale elle semble intervenir surtout en introduisant une inhibition dont la durée et l'intensité sont proportionnelles aux précipitations de la saison de végétation antérieure. Levée de façon plus ou moins aléatoire par un brusque contraste d'humidité qui peut être facultatif en cas d'inhibition légère, cette inhibition est suivie d'une reprise d'activité cambiale dont l'importance ne semble liée à aucun facteur climatique annuel et dont la fin intervient en fonction seulement de l'ensemble de l'activité cambiale annuelle.

La croissance des aiguilles des pousses de cycle d'ordre élevé semble assez directement liée aux pluies actuelles, en particulier aux pluies de l'automne. La croissance des aiguilles des pousses de premier cycle peut être arrêtée par les fortes températures de l'été, mais le plus souvent la part de la liaison de la croissance de

ces aiguilles avec le climat et celle de sa dépendance vis-à-vis de la croissance des pousses ne peuvent être faites.

Une analyse multidimensionnelle de l'épaisseur des cernes d'une séquence de 36 années clôt l'exposé.

Une méthode descriptive, l'analyse factorielle des correspondances (analyse en composantes principales perfectionnée) a été utilisée. Cette analyse dégage trois facteurs principaux d'allongement du nuage des points considérés (épaisseurs des cernes et années) dont les valeurs propres sont respectivement 0,50, 0,26 et 0,05. Le premier de ces facteurs (62,11% de l'inertie totale du nuage) s'interprète le plus correctement par le produit de la pluie de la saison de végétation précédant la sécheresse et des conditions de croissance de l'année antérieure. Ce facteur intègre l'impact, fort heureusement repérable dans l'anatomie, de températures minimums moyennes de février nettement inférieures à 0°C (phénomène observé deux fois seulement dans le dernier siècle à Marseille). L'affinement de son interprétation permet de montrer que la saison de végétation, sur laquelle se situent les pluies "utiles" avant la sécheresse estivale, est sous la dépendance du passage des températures minimums de février au-dessus du seuil de +4°C.

Le caractère aléatoire des effets de la réserve d'eau représentée par les précipitations de janvier et février et l'importance d'une certaine proportion entre les pluies de la première et de la deuxième partie de la période de végétation antérieure à la sécheresse estivale sont soulignés.

Le deuxième facteur (26,59% de l'inertie totale) est l'ensemble des réactions propres à chaque individu et par extension à chaque orientation. Uniformisé par des valeurs extrêmes du premier facteur, il connaît son optimum pour des valeurs de ce dernier légèrement inférieures à la moyenne.

Le troisième facteur (7,16% de l'inertie totale) montre la conjonction des deux éléments essentiels du premier facteur proches de leur moyenne. Sa signification reste obscure.

L'analyse factorielle des correspondances vient confirmer et affiner les conclusions de l'analyse de l'activité cambiale et des autres manifestations de la croissance : les pluies d'une courte période de l'année, dont la durée est modulée par le régime thermique de février essentiellement, constituent, avec l'effet multiplicateur des conditions de croissance de l'année antérieure, le facteur climatique primordial des variations de l'épaisseur du cerne du Pin d'Alep dans la région marseillaise.

Une discussion de la signification bioclimatique des résultats, de la valeur paléoclimatique de la dendroclimatologie du Pin d'Alep en région méditerranéenne et des implications pratiques de l'ensemble des conclusions termine l'exposé de l'étude.

S U M M A R Y

The present study is a contribution to the development of dendroclimatology in the Mediterranean region. As in all regions where no limiting factor is at work, the problem consists here in isolating the elements of climate which, among all the influences conditioning the ring-width, are important or constant enough to allow a biologically significant climatic reconstruction from tree-rings sequences.

The method which has been adopted is based on the study of the biology of annual growth. By observing the course of growth and comparing it with the evolution of the climatic year, an attempt has been made at a first definition of the nature, manifestations and hierarchy of factors working on tree-rings. The results obtained have been used for the interpretation of a multivariate analysis made on a sequence of rings.

The species studied is *Pinus Halepensis* Mill., wide-spread in the calcareous Mediterranean regions, indigenous in France where ancient fragments of it have been found. The study of *Pinus Halepensis* has been carried out in the vicinity of Marseille (France), in an homogeneous population and in an environment as homogeneous as possible so as to reduce the influence of ecological factors.

The basic work has consisted in the taking of microsamples, during three years and at two weeks intervals, in the cambial region and the underlying wood of trunks of young and old trees, by means of a specially conceived microsampler. On young trees, nine in number, the samples have been taken in one direction and on old trees in three directions, 120° one from the other. The growth of shoots and needles has been followed together with the formation of the ring with the help of measurements taken at the time of the samplings.

For each one of the phenomena investigated (formation of rings, shoots and needles) and for each year separately, diagrams showing the "calendar" of growth have been established, taking smoothed curves as a basis.

As regards the rings, the great diversity in the behavior of trees and the importance of the factor "direction" are pointed out. However, a detailed analysis allows to state the prevalence of the factor "year" and to show that the effects of that factor can be detected through individual reactions as well as through the modalities of growth according to direction.

The prevalence of the factor "year" is evinced also in the case of shoots where appears moreover a marked difference between polycyclic shoots, the elongation of which responds to modalities varying from year to year, and monocyclic shoots and between shoots located on the upper parts of trees and shoots of low branches.

These dualities are confirmed in the needles but with delays with regard to shoot elongation. Beyond minimum values, these delays are dependent on the annual climate.

Besides, it appears from the analysis of cambium activity that old trees differ from young trees through a kind of inertia, the intensity of which is subjected too to the factor "year". In the cambium as in the shoots is observed, independently of meteorological conditions, a phase of growth particularly active. At last, a correlation between maximum growth of shoots and a slackening of cambial activity is evidenced.

From the comparison between the dates of development of ring, shoots and needles, on the one hand, and the course of the meteorological year, on the other hand, appear the following facts : 1°) though the reactivation of cambium always takes place in March, it can be delayed, however, by mean minimum temperatures below $+4^{\circ}\text{C}$ and on the contrary it can be hastened by high minimum temperatures of January ; 2°) the temperatures of March may affect the growth of shoots and then the formation of cells ; 3°) temperatures superior to 10°C in April determine the intense growth of shoots.

The early rainfalls of spring and the conditions of growth during the preceding year determine the intensity of the acceleration rate in the cambium and induce partly the starting of active growth in the shoots, whereas rainfalls preceding a more or less precocious summer drought may bring about a prolongation of strong cambial activity. The rainfalls of January and February form a water supply available only to old trees, young trees taking more advantage of a propitious distribution of rainfalls occurring just before summer drought.

Summer drought accounts directly for the decreasing or stopping of cambial activity and shoot elongation. However, as regards cambial activity, its action seems to consists essentially in an inhibitory effect the duration and intensity of which are proportional to the rainfalls of the preceding growing season. Removed in a more or less aleatory manner by a sudden contrast of humidity - which may be facultative in the case of a slight inhibition - that inhibition is followed by a surge of cambial activity the importance of which does not seem to be related to any meteorological factor and the end of which is related to annual cambium activity.

The growth of needles on shoots belonging to cycles succeeding to the first one seems to be directly related to rainfalls, in particular autumnal rainfalls. The growth of needles of first cycle shoots may be stopped by high summer temperatures, but as regards the growth of those needles, it is generally impossible to determine exactly the importance of its relation to meteorological conditions and of its dependence upon the growth of shoots.

A multivariate analysis of ring-width on a sequence of 36 years ends this study.

A descriptive method, the factorial analysis of correspondences, has been used. It has allowed the bringing out, from the clouds of points (ring-width and years), of three main factors of growth, the eigen values of which are respectively 0,50, 0,26 and 0,05. the first factor (62,11% of the total inertia of the cloud) can be best interpreted as the product of rainfalls occurring during the growing period preceding summer drought and of the conditions of growth during the preceding year. That factor includes the impact - noticeable in the anatomy - of main minimum February temperatures inferior to 0°C (this phenomenon has been observed twice in the region of Marseille during the last century). A more elaborate interpretation of this factor shows that the growing season, during which rainfalls "useful" before summer drought take place, is dependent on minimum February temperatures rising above the threshold $+4^{\circ}\text{C}$.

The aleatory character of the action of the water reserve supplied by the precipitations of January and February as well as the importance of a given proportion between rainfalls occurring in the first part of the growing season preceding summer drought and those of the second part are emphasized.

The second factor (26,59% of the total inertia) comprehends all the reactions proper to each individual and, in a wider sense, to each direction. Rendered homogeneous by extremes values of the first factor, it shows an optimum for values of the latter slightly inferior to the average.

The third factor (7,16% of the total inertia) shows a combination of the two essential elements of the first one near their mean value. A valid interpretation of this factor could not be given.

The factorial analysis of correspondences brings confirmation and precisions to the conclusions concerning the analysis of cambial activity and the other manifestations of growth. The rainfalls of a short period of the year, the length of which is modulated essentially by February temperatures, represent, with the multiplying action of the conditions of growth from the preceding year, the primordial climatic factor of ring growth variation in *Pinus Halepensis* in the region studied.

This study ends with a discussion about the bioclimatic significance of the results obtained, the paleoclimatic importance of the dendroclimatology of *Pinus Halepensis* in the Mediterranean region and the practical implications of the conclusions which have been reached.

R É F É R E N C E S

- ALFIERI, F.J. & EVERT, R.F. 1968 - Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. *Am. J. Bot.*, 55, 518-528.
- AMOS, G.L., BISSET, I.J.W. & DADSWELL, H.E. 1950 - Wood structure in relation to growth in *Eucalyptus gigantea* Hook.f. *Aust. J. Scient. Res.*, 3, 393-413.
- BAGNOULS, F. & GAUSSEN, H. 1957 - Les climats biologiques et leur classification. *Annls Géogr.*, 66, 193-220.
- BALDWIN, H.L. 1931 - The period of height growth in some north-eastern conifers. *Ecology*, 12, 665-689.
- BANNAN, M.W. 1955 - The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.*, 33, 113-138.
- 1956 - Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.*, 34, 175-196.
- 1960 - Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.*, 38, 177-183.
- 1962 - Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Pinus Strobus* L. *Can. J. Bot.*, 40, 1057-61.
- 1963 - Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Can. J. Bot.*, 41, 811-822.
- 1965 - Ray contacts and rate of anticlinal division in fusiform cambial cells of some *Pinaceae*. *Can. J. Bot.*, 43, 487-507.
- 1968 - Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium. *Bot. Gaz.*, 129, 107-113.
- BENEVENT, E. 1926 - Le climat des Alpes françaises. *Mémorial de l'Office National météorologique de France, Paris*, 435 p.
- BENZECRI, J.P. 1973 - L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod éd., 2, 624 p.
- BERNARD, J. 1972a - Analyse pollinique d'une séquence marine wurmienne provenant de Méditerranée occidentale. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 273, 1151-1154.
- 1972b - Analyse pollinique du remplissage versilien de la grotte sous-marine de la Trémie (Cassis, Bouches-du-Rhône). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 274, 46-49.

- BERNSTEIN, Z. & FAHN, A. 1960 - The effect of annual and bi-annual pruning on the seasonal changes in xylem formation in the grapevine. *Ann. Bot.*, 24, 159-171.
- BROWN, H.P. 1915 - Growth studies in forest trees. 2. *Pinus strobus* L. *Bot. Gaz.*, 59, 197-241.
- BRUNERYE, L., GORENFLOT, R. & ROUX, M. 1969 - Application de l'analyse factorielle des correspondances au traitement numérique de populations de *Senecio helenitis* (L.) Cuf. *Rev. gén. Bot.*, 76, 217-256.
- BUGNON, P. & BUGNON, F. 1951 - Feuilles juvéniles et pousses multinodales chez le Pin maritime. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 86, 6 p.
- CATESSON, A-M. 1964 - Origine, fonctionnement et variations cytologiques saisonnières du cambium de l'*Acer pseudoplatanus* L. (Acéracées). *Ann. Sc. Nat. Bot., Paris*, Sér. 12, 5, 229-498.
- CHALK, L. 1930 - The formation of spring and summer wood in ash and Douglas Fir. *Oxford For. Mem.*, n° 10, 48 p.
- CHEADLE, V.I. 1956 - Research on xylem and phloem- Progress in fifty years. *Am. J. Bot.*, 43, 719-731.
- COCKERHAM, G. 1930 - Some observations on cambial activity and seasonal starch content in sycamore (*Acer pseudo platanus*). *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc.*, 2, 64-80.
- CORDIER, B. 1969 - L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse 3ème cycle Rennes*, 34 p.
- DAUBENMIRE, R.F. 1948 - Relation of temperature and daylength to the inception of tree growth in spring. *Bot. Gaz.*, 110, 464-475.
- DAUBENMIRE, R.F. & DETERS, M.E. 1947 - Comparative studies of growth in deciduous and evergreen trees. *Bot. Gaz.*, 109, 1-12.
- DEBAZAC, E.F. 1963 - Morphologie et sexualité chez les Pins. *Rev. For. fr.*, 4, 293-303.
- 1966 - Les modalités de la croissance en longueur chez les Pins. In Colloque sur la physiologie de l'arbre, Paris 1968. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, 1-14.
- DEMOUNEM, R., POURBEIK, H., POURBEIK-TAMADDONI, T. & DAVID, R. 1971 - Relations entre la circulation des composés azotés et le rythme cambial chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, 1694-1698.
- DOBBS, C.G. 1951 - A study of growth rings in trees. Part I. Review and discussion of recent work. *Forestry*, 24, 22-35.
- 1952 - A study of growth rings in trees. II. A ring pattern in European larch. *Forestry*, 25, 104-124.
- 1953 - A study of growth rings in trees. III. The relation of "lines" to summer weather. *Forestry*, 26, 97-110.
- DOP, P. & GAUTIE, A. 1909 - Manuel de technique botanique. Histologie et microbie végétales. F.R. de Rudeval, éd., 534 p.

- DOUGLASS, A.E. 1919-1928 - Climatic cycles and tree growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. J. CRAMER & H.K. SWANN, *Reprint* 1971, 1 et 2, 127 et 166 p.
- DUCHAUFOR, P. 1960 - Précis de pédologie. Masson éd., 438 p.
- DUFF, G.H. & NOLAN, N.J. 1958 - Growth and morphogenesis in the canadian forest species. III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. *Can. J. Bot.*, 36, 687-706.
- EGGLER, W.A. 1955 - Radial growth in nine species of trees in southern Louisiana. *Ecology*, 36, 130-136.
- EMBERGER, L. 1943 - Les limites de l'aire de végétation méditerranéenne en France. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 78, 159-180.
- 1955 - Une classification biogéographique des climats. *Rec. trav. Lab. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sci. Montpellier, sér. Bot.*, 7, 3-43.
- ESAU, K. 1965 - Plant anatomy. John Wiley & Sons, 2ème éd., 767 p.
- EVERT, R.F. 1961 - Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Am. J. Bot.*, 48, 479-488.
- FAHN, A. 1953 - Annual wood ring development in maquis trees of Israel. *Palest. J. Bot.*, 6, 1-26.
- 1959a - Xylem structure and annual rhythm of development in trees and shrubs of the desert. II. *Acacia tortilis* and *A. Raddiana*. *Bull. Res. Coun. Israel*, 7, 23-28.
- 1959b - Xylem structure and annual rhythm of development in trees and shrubs of the desert. III. *Eucalyptus camaldulensis* and *Acacia cyanophylla*. *Bull. Res. Coun. Israel*, 7, 122-129.
- FARNSWORTH, C.E. 1955 - Observations of stem elongation in certain trees in the western Adirondacks. *Ecology*, 36, 285-292.
- FORWARD, D.F. & NOLAN, N.J. 1964 - Growth and morphogenesis in the canadian forest species. VII. Progress and control of longitudinal growth of branches in *Pinus resinosa* Ait. *Can. J. Bot.*, 42, 923-950.
- FOSTER, A.S. 1934 - The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. *Stain Technology*, 9, 91-92.
- FOWELLS, H.A. 1941 - The period of seasonal growth of Ponderosa pine and associated species. *J. For.*, 39, 601-608.
- FRANCINI, E. 1953 - Il pino d'Aleppo in Puglia. *Annali Fac. Agr. Univ. Bari*, 8, 309-416.
- FRASER, A. 1952 - Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario. *Ecology*, 33, 259-273.
- FRIESNER, R.C. 1943 - Some Aspects of Tree Growth. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 52, 336-344.
- FRITTS, H.C. 1956 - Radial growth of beech and soil moisture in a central Ohio forest during the growing season of 1952. *Ohio J. Sci.*, 56, 17-27.

- FRITTS, H.C. 1958 - An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. *Ecology*, 39, 705-720
- 1959a - The growth-environmental relationships of mature forest trees. *Yr. Bk. Amer. Philos. Soc.*, 1960, 269-270.
- 1959b - The relation of radial growth to maximum and minimum temperatures in three tree species. *Ecology*, 40, 261-265.
- 1960 - Multiple regression analysis of radial growth in individual trees. *For. Sci.*, 6, 334-349.
- 1962 - An approach to dendroclimatology : screening by means of multiple regression techniques. *J. Geophys. Res.*, 67, 1413-1420.
- 1966 - Growth-rings of trees : their correlation with climate. *Science*, 154, 973-979.
- 1971 - Dendroclimatology and dendroecology. *Quaternary Research*, 1, 419-449.
- FRITTS, H.C. & FRITTS, E.C. 1955 - A new dendrograph for recording radial changes of a tree. *For. Sci.*, 1, 271-276.
- FRITTS, H.C., SMITH, D.G. & STOKES, M.A. 1965 - The biological model for paleoclimatic interpretation of Mesa Verde tree-ring series. *Antiquity*, 31, 101-121.
- FRITTS, H.C., BLASING, T.J., HAYDEN B.P. & KUTZBACH, J.E. 1971 - Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate. *J. applied Met.*, 10, 845-864.
- GARLAND, H. 1935 - Notes on wood section microtechnique. *J. For.*, 33, 142-145.
- GIACOBBE, A. 1964 - La mesure du bioclimat méditerranéen. *Nat. Mons., sér. Bot.*, 16, 43-69.
- GILL, N. 1932 - The phloem of ash (*Fraxinus excelsior* Linn.) - its differentiation and seasonal variation. *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc.*, 2, 347-354.
- GINDEL, J. 1959 - Una analisi dei cerchi annuali legnosi di specie forestali italiane. *Monti e Boschi*, n°1, 157-164.
- GLERUM, C. & FARRAR, J.L. 1966 - Frost ring formation in the stems of some coniferous species. *Can. J. Bot.*, 44, 879-886.
- GLOCK, W.S. 1941 - Growth rings and climate. *Bot. Rev.*, 7, 649-713.
- GREGUSS, P. 1955 - Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest, Akademia Kiado. 263 p.
- GRILLOS, S.J., & SMITH, F.H. 1959 - The secondary phloem of Douglas Fir. *For. Sci.*, 5, 377-388.
- GUIHER, J.K. 1969 - Extraction of cambium samples from living trees. *For. Prod. J.*, 19, 59-60.
- JACKSON, L.W.R. 1952 - Radial growth of forest trees in the Georgia Piedmont. *Ecology*, 33, 336-341.
- JOHANSEN, D.A. 1940 - Plant microtechnique. (First edition). Mc.Graw-Hill, 523 p.

- KIENHOLZ, R. 1934 - Leader, needle, cambial and root growth of certain conifers and their interrelations. *Bot. Gaz.*, 96, 73-92.
- KNUDSON, L. 1913 - Observations on the inception, season and duration of cambium development in the American larch (*Larix laricina* (Du Roi) Koch.). *Bull. Torrey Bot. Club*, 40, 271-293.
- KOZŁOWSKI, Th. T. 1964 - Shoot growth in woody plants. *Est. Rev.*, 30, 335-392.
- KOZŁOWSKI, T.T., WINGET, C.H. & TORRIE, J.H. 1962 - Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature. *Bot. Gaz.*, 124, 9-17.
- KOZŁOWSKI, T.T. & PETERSON, T.A. 1962 - Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees. *Bot. Gaz.*, 124, 146-154.
- KOZŁOWSKI, T.T. & WARD, R.C. 1957 - Seasonal height growth of conifers. *For. Sci.*, 3, 61-66.
- LABOUREUR, P. 1949 - Nouvelle technique de coupes minces d'organes lignifiés. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 96, 99-101.
- LADEFOGED, K. 1952 - The periodicity of wood formation. *Dan. Biol. Skr.*, 7, 98 p.
- LAMOTTE, M. 1962 - Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson & Cie, éd., 144 p.
- LANGERON, M. 1949 - Précis de microscopie. Masson & Cie éd., 7ème éd., 1430 p.
- LE HOUEROU, H.N. 1959 - Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. *Inst. Rech. Sahar. Univ. Alger, Mém. h.s.*, 510 p.
- LOISEL, R. 1972 - Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118, 203-236.
- LÜCK, H.B., SERRE, F., VIDAL, B. & ANS, B. 1970 - A propos d'un modèle de la croissance en épaisseur des arbres. *C.R. Ac. Sc. Paris*, 270, 1996-1999.
- MAUGINI, E. 1949 - L'evoluzione della cerchia legnosa in *Quercus pubescens* W. e in *Quercus ilex* L. nel clima di Firenze (dal giugno 1946 al giugno 1947). *Nuov. Gior. Bot. Ital.*, 56, 593-611.
- MESSERI, A. 1948 - L'evoluzione della cerchia legnosa in *Pinus halepensis* Mill. in Bari. *Nuov. Gior. Bot. Ital. n.s.*, 55, 111-132.
- MISCHKE, K. 1890 - Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. *Bot. Zhl.*, 44, 39-43, 65-71, 97-102, 137-142, 169-175.
- MONANGE, Y. 1961 - Le froid de l'hiver 1956 et l'anatomie du bois de quelques Gymnospermes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 96, 6 p.
- NEWMAN, I.V. 1956 - Pattern in meristems of vascular plants. 1. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology*, 6, 1-19.

- OPPENHEIMER, H.R. 1945 - Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis* (with anatomical and silvicultural notes). *Palest. J. Bot. Rehovot ser.*, 5, 21-51.
- DE PAOLIS, D. 1949 - Ciclo di accrescimento e differenziazione delle gemme in piante perenni nel territorio di Bari. V. L'evoluzione della cerchia legnosa in *Rhamnus alaternus* L. dal Dicembre 1946 al Marzo 1949. *Nuov. Gior. Bot. Ital.*, 56, 328-338. ,
- 1951 - Accrescimento e cerchia legnosa annuale in *Quercus troiana* Webb, *Q. pubescens* W. et *Q. cocciifera* L. *Nuov. Gior. Bot. Ital.*, 58, 386-392.
- PONS, A. 1955 - Quelques techniques modernes de la paléobotanique appliquées au matériel du Sud-Est de la France. *Rec. Tr. Lab. Bot., Geol., Zoo., Fac. Sci. Montp., Sér. Bot.*, 7, 89-97.
- 1969 - Les macroflores quaternaires de France. Flore et végétation du Pliocène de France. In VIIIe Congr. Intern. I.N.Q.U.A., Paris 1969. Supplément Bull. A.F.E.Q., 1969, art. 10, 85-93.
- PONS, A. & VERNET, J.L. 1972 - Une synthèse nouvelle de l'histoire du Chêne vert (*Quercus ilex* L.). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118, 841-850.
- POUPON, H. 1970 - Sur la croissance de quelques espèces de Pin dans ses rapports avec le climat du nord de la Tunisie. *Thèse 3ème cycle, Paris*, 129 p.
- PRAT, H. 1936 - Sur la correspondance entre la structure des pousses de pins et les cycles saisonniers. Livre jubilaire dédié au Professeur L. Daniel, 439-457.
- PRIESTLEY, J.H., SCOTT, L.I. & MALINS, M.E. 1932 - A new method of studying cambial activity. *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc.*, 2, 365-374.
- REHFELDT, G.E. & LESTER, D.T. 1966 - Variation in shoot elongation of *Pinus resinosa* Ait. *Can. J. Bot.*, 44, 1457-1469.
- ROMELL, L.G. 1925 - Växttidsundersökningar å tall och gran. (Résumé français). *Medd. f. Statens Skogsförsöksanstalt*, 22, 45-124.
- SACHER, J.A. 1954 - Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *Am. J. Bot.*, 41, 749-759.
- SALMON, D. & GREMY, F. 1972 - Perspectives de l'analyse multidimensionnelle en médecine. *Rev. Informatique méd.*, 3, 57-74.
- SANIO, K. 1873-74 - Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). *Jb. wiss. Bot.*, 9, 50-126.
- SASS, J.E. 1964 - Botanical microtechnique. Iowa State University Press, 3rd ed., 228 p.
- SERRE, F. - La dendroclimatologie. In "Méthodes et techniques en Pré-histoire". Douin Deren éd., ss presse.
- SERRE, F., LÜCK, H.B. & PONS, A. 1966 - Premières recherches sur les relations entre les variations des anneaux ligneux chez *Pinus halepensis* Mill. et les variations annuelles du climat. *Oecol. Planta.*, 1, 117-136.

- SKENE, D.S. 1969 - The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* D. Don. *Ann. Bot.*, 33, 253-262.
- STUDHALTER, R.A., GLOCK, W.S. & AGERTER, S.R. 1963 - Tree growth. Some historical chapters in the study of diameter growth. *Bot. Rev.*, 29, 245-365.
- TEPPER, H.B. 1963 - Leader growth of young pitch and shortleaf Pines. *For. Sci.*, 9, 344-353.
- THORNTHWAITE, C.W. 1948 - An approach towards rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, 38, 55-94.
- THORNTHWAITE, C.W. & MATHER, J.R. 1957 - Instructions and tables for computing potential evapo-transpiration and water balance. *Drexel Inst. Tec. Pub. in climatology*, 10, 185-311.
- TRIAT, H. 1969 - Les restes végétaux des sédiments de remplissage du port hellénistique de Marseille. I. Les pollens. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 25, 97-100.
- TRIAT, H. - Analyse pollinique de sédiments versiliens en Provence. In IXe Congr. Intern. I.N.Q.U.A., Paris 1973, ss presse.
- VERGNANO, O. 1949 - L'evoluzione della cerchia legnosa in *Arbutus andrachnoides* Link. in Firenze, dal Luglio 1946 al Giugno 1947. *Nuov. Gior. Bot. Ital.*, 56, 639-645.
- WALTERS, J. & SOOS, J. 1963 - Shoot growth patterns of some British Columbia conifers. *For. Sci.*, 9, 73-85.
- WEBER, E. 1967 - Grundriss der biologischen Statistik. Gustav Fischer Verlag, 674 p.
- WHITMORE, F.W. & ZAHNER, R. 1966 - Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *For. Sci.*, 12, 198-210.
- WIGHT, W. 1933 - Radial growth of the xylem and the starch reserves of *Pinus sylvestris* : a preliminary survey. *New Phytol.*, 32, 78-96.
- WILLIAMSON, H.S. 1921 - A new method of preparing sections of hard vegetables structures. *Ann. Bot.*, 137, notes, 139.
- WILSON, B.F. 1963 - Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*. *Am. J. Bot.*, 50, 95-103.
- 1964 - A model for cell production by the cambium of conifers. In ZIMMERMAN, M.H. "The formation of wood in forest trees", 19-36.
- 1966 - Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus*. *Am. J. Bot.*, 53, 364-372.
- WILSON, B.F., WODZICKI, T.J. & ZAHNER, R. 1966 - Differentiation of cambial derivatives : proposed terminology. *For. Sci.*, 12, 438-440.
- WODZICKI, T. 1960 - Investigation on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. I. Plant growing in natural conditions. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 24, 713-730.

- WODZICKI, T. 1962 - A contribution to the rate of xylem cell formation and differentiation of tracheids in *Pinus silvestris* L. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 31, 219-227.
- WODZICKI, T. & PEDA, T. 1963 - Investigation on the annual ring of wood formation in european silver fir (*Abies pectinata* D.C.). *Acta Soc. Bot. Pol.*, 32, 610-618.



LISTE DES TABLEAUX HORS TEXTE

- I. Récapitulation des résultats de l'analyse de sols.
- I. (Suite)
- II. Caractéristiques des arbres retenus dans l'analyse de la mise en place du cerne. Localisation des microprélèvements.
- III. Nombre de cellules mises en place en 1969, 1970 et 1971 et coefficients de variation.
- IV. Dates de mises en place des 5, 25, 50, 75 et 95% du nombre total de cellules en 1969, 1970 et 1971 et coefficients de variation.
- V. Longueur des périodes de mise en place des 5-25, 25-50, 50-75 et 75-95% du nombre total de cellules en 1969, 1970 et 1971 et coefficients de variation.
- VI. Caractéristiques des reprises d'activité cambiale.
- VII. Comparaison des arbres et des orientations sur l'ensemble des trois années étudiées.
- VIII. Précipitations et températures enregistrées (en référence valeurs moyennes des 50 années 1922-1971) en 1968, 1969, 1970 et 1971.
- IX. Températures maximales et minimales moyennes des périodes de 10 jours à partir du 1er janvier en 1969, 1970 et 1971.
- X. Evapotranspiration potentielle et bilans hydriques des années 1968, 1969, 1970 et 1971. Moyenne des 50 années 1922-1971.
- XI. Longueur totale des pousses et de leurs divers éléments.
- XII. Longueur totale des aiguilles à la base et au sommet des pousses des arbres A, H et M étudiés.
- XIII. Corrélations diverses concernant les pousses des arbres A, H et M analysées.
- XIV. Fréquence annuelle des classes d'épaisseur de cernes.
- XV. Contributions absolues des points de l'ensemble "années" et de l'ensemble "classes d'épaisseur".
- XVI. Précipitations enregistrées à l'Observatoire de Marseille de 1932 à 1967.
- XVII. Températures minimales moyennes enregistrées à l'Observatoire de Marseille de 1932 à 1967.
- XVIII. Coefficient $e_{n-1/\bar{e}}$ de chacune des 36 années n analysées.

LISTE DES FIGURES HORS TEXTE

1. Situation géographique de la pinède. Répartition des arbres étudiés.
2. Graphiques des données brutes et courbes élaborées des accroissements cumulés du nombre de cellules : arbres jeunes, 1969.
3. *Idem* : arbres jeunes, 1970
4. *Idem* : arbres jeunes, 1971
5. Courbes élaborées et valeurs brutes des accroissements cumulés du nombre de cellules suivant les orientations N, ESE et WSW pour chaque arbre : arbres vieux, 1969.
6. *Idem* : arbres vieux, 1970.
7. *Idem* : arbres vieux, 1971.
8. Quelques exemples de variations du nombre de cellules lignifiées et non lignifiées.
9. Diagramme des accroissements, sur des intervalles de 10 jours, du nombre total de cellules lignifiées : arbres jeunes, 1969.
10. *Idem* : arbres jeunes, 1970.
11. *Idem* : arbres jeunes, 1971.
12. *Idem* : arbres vieux, 1969.
13. *Idem* : arbres vieux, 1970.
14. *Idem* : arbres vieux, 1971.
15. Durées des reprises de l'activité cambiale en 1969, 1970 et 1971.
16. Distribution annuelle des pluies enregistrées au cours des années 1969, 1970 et 1971.
17. Evolution des températures mensuelles maximums et minimums moyennes en 1969, 1970 et 1971.
18. Diagramme ombrothermique (A) et diagramme de l'évolution du bilan hydrique (B) des années 1968 à 1971.
19. Représentation schématique de l'ensemble des pousses mesurées sur la flèche et quelques branches de l'arbre H en 1969 et 1970.
20. Croissance d'une pousse entière et des pousses élémentaires, courbes élaborées et points bruts (arbre A).
21. Allongement des pousses de l'arbre A par périodes de 10 jours : niveaux supérieurs, 1969.
22. *Idem* : niveaux supérieurs, 1970 et 1971.
23. *Idem* : branches basses, 1969, 1970 et 1971.

24. Durées de l'allongement des pousses mono- ou polycycliques et des pousses élémentaires des pousses polycycliques de l'arbre A en 1969, 1970 et 1971 (niveaux supérieurs et branches basses).
25. Allongement des aiguilles des niveaux supérieurs et des branches basses des arbres A, H et M mesurées à la base et au sommet des pousses : année 1969.
26. *Idem* : 1969 (suite).
27. *Idem* : année 1970.
28. *Idem* : année 1971.
29. Projection des points des ensembles "années" et "classes d'épaisseur" sur les axes factoriels 1, 2 et 3.
30. Schéma représentatif de la distribution des classes d'épaisseur pour les années situées, sur l'axe 2, à gauche et à droite de l'origine.

